

SÉRIE A, n° 3272.
N° D'ORDRE : 4144.

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Roland LEGENDRE

Première thèse. — CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DU SYSTÈME
NERVEUX DES ARANÉIDES.

Deuxième thèse. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 12 Juin 1957 devant la Commission d'examen :

MM. GRASSÉ *Président.*

MAY } *Examineurs.*

POSSOMPÉS }

PARIS

MASSON ET C^{IE}, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 120

1959

SÉRIE A, N° 3272.
N° D'ORDRE : 4144.

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Roland LEGENDRE

Première thèse. — CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DU SYSTÈME
NERVEUX DES ARANÉIDES.

Deuxième thèse. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 12 Juin 1957 devant la Commission d'examen :

MM. GRASSÉ *Président.*

MAY } *Examineurs.*
POSSOMPÉS }



PARIS

MASSON ET C^{IE}, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 120

1959

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

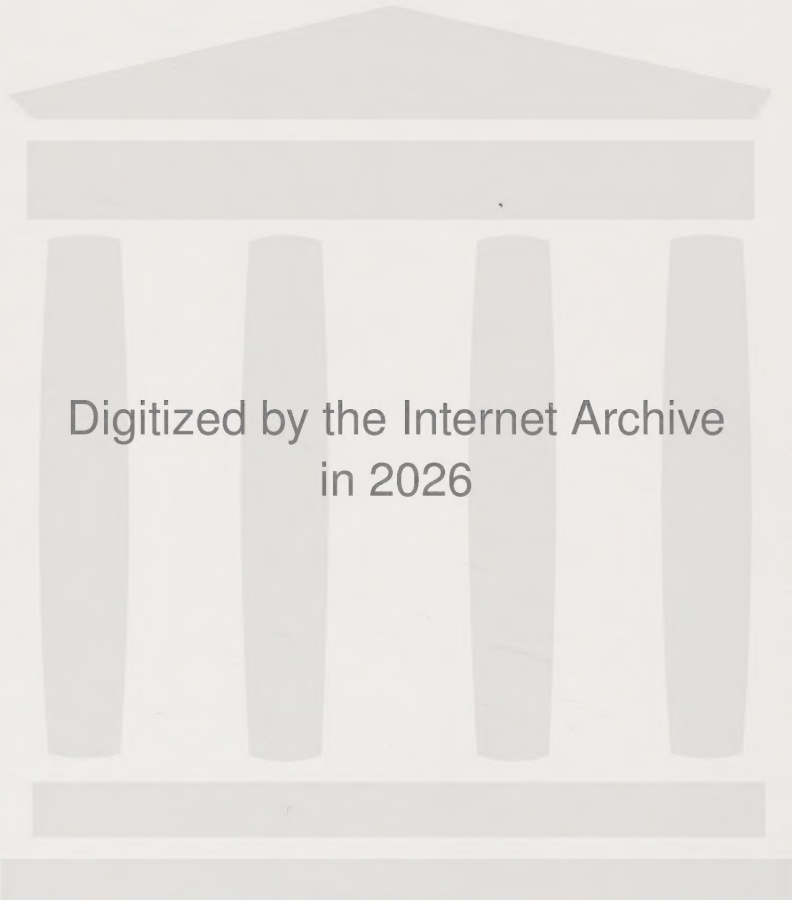
Doyen. J. PÉRÈS.

PROFESSEURS

MM.			MM.		
G. JULIA.	T	Analyse supérieure et Algèbre supérieure.	QUENEY.	T	Météorologie et Dynamique atmosphérique.
E. DARMOIS.	T	Enseignement de Physique.	GALLIEN.	T	Embryologie.
R. LÉVY.	T	Physiologie comparée.	EICHHORN.	T	Biologie végétale (P. C. B.).
FOCH.	T	Mécanique physique et expérimentale.	DE CUGNAC.		Biologie végétale (P. C. B.).
PAUTHENIER.	T	Électrotechnique générale.	M ^{lle} CAUCHOIS.	T	Chimie-Physique.
DE BROGLIE.	T	Théories physiques.	THELLIER.	T	Physique du Globe.
JOB.	T	Chimie générale.	AUDUBERT.	T	Électrochimie.
PRENANT.	T	Anatomie et Histologie comparées.	L'HÉRITIER.	T	Génétique.
GARNIER.	T	Géométrie supérieure.	GRIVET.	T	Radio-électricité.
PÉRÈS.	T	Mécanique des fluides et applications.	PONCIN.	T	Mécanique des fluides.
LAUGIER.	T	Physiologie générale.	THIRY.	T	Mécanique appliquée.
M. CURIE.	T	Physique (P. C. B.).	DUBREIL.	T	Arithmétique et Théorie des nombres.
BARRABÉ.	T	Géologie structurale et Géologie appliquée.	QUELET.	T	Chimie organique.
G. DARMOIS.	T	Calcul des probabilités et Physique mathématique.	CAGNIARD.	T	Géophysique appliquée.
J. BURCART.	T	Géographie physique et Géologie dynamique.	CHAMPETIER.	T	Chimie macromoléculaire.
M ^{me} JOLIO-CURIE.	T	Physique nucléaire et Radio-activité.	CUVILLIER.	T	Géologie structurale et Géologie appliquée.
PLANTEFOL.	T	Botanique.	JUNG.	T	Pétrographie.
CABANNES.	T	Recherches physiques.	TRILLAT.	T	Chimie physique.
GRASSÉ.	T	Évolution des êtres organisés.	WIEMANN.	T	Chimie (M. P. C.).
PRÉVOST.	T	Chimie organique.	JACQUINOT.	T	Spectroscopie et Physique céleste.
BOULIGAND.	T	Application de l'analyse à la Géométrie.	VASSY.		Physique de l'Atmosphère.
CHAUDRON.	T	Chimie appliquée.	DESTOUCHES.		Théories physiques.
WYART.	T	Minéralogie.	M. PRUVOST.	T	Géologie.
TEISSIER.	T	Zoologie.	AMIEL.	T	Chimie (P. C. B.).
MANGENOT.	T	Biologie végétale.	HOCART.	T	Minéralogie.
P. AUGER.	T	Physique quantique et Relativité.	J.-P. MATHIEU.	T	Physique (P. C. B.).
MONNIER.	T	Physiologie des fonctions.	COUTEAUX.	T	Biologie animale (P. C. B.).
PIVETEAU.	T	Géologie.	MAY.		Biologie animale (P. C. B.).
ROCARD.	T	Physique (É. N. S.).	CHOQUET.	T	Calcul différentiel et intégral.
H. CARTAN.	T	Mathématiques (É. N. S.).	FELDMANN.		Biologie (P. C. B.).
LAFFITTE.	T	Chimie générale.	GUINIER.	T	Physique (P. C. B.).
FAVARD.	T	Mécanique générale.	JOST.	T	Biologie (P. C. B.).
COULOMB.	T	Physique du Globe.	FORTET.	T	Calcul des probabilités.
M ^{lle} COUSIN.	T	Biologie animale (P. C. B.).	SCHWARTZ.	T	Méthodes mathématiques de la Physique.
CHRÉTIEN.	T	Chimie minérale.	CHOUARD.	T	Physiologie végétale.
P. DRACH.	T	Zoologie.	MALAVARD.	T	Aviation.
KASTLER.	T	Physique.	BRELOT.	T	Calcul différentiel.
EPHRUSSI.	T	Génétique.	NORMANT.	T	Chimie (P. C. B.).
WURMSER.	T	Biologie physico-chimique.	BÉNARD.		Chimie (P. C. B.).
RIVIÈRE.	T	Géologie (S. P. C. N.).	BUVAT.		Botanique (É. N. S.).
GAUTHERET.	T	Biologie végétale (P. C. B.).	DUGUÉ.	T	Statistiques mathématiques.
LUCAS.	T	Physique.	GÉLOSO.		Chimie (S. P. C. N.).
A. THOMAS.	T	Biologie cellulaire.	SOULAIRAC.	T	Psychophysiologie.
ARNULF.	T	Optique appliquée.	ULRICH.	T	Physiologie végétale.
M. MORAND.	T	Physique.	MARÉCHAL.	T	Optique théorique et appliquée.
SOLEILLET.	T	Physique.	KIRRMANN.	T	Théories chimiques.
FORTIER.	T	Mécanique expérimentale des fluides.	CHADEFAUD.		Botanique.
DANJON.	T	Astronomie.	DESTRIAU.		Physique (M. P. C.).
FROMAGEOT.	T	Chimie biologique.	M ^{lle} LE BRETON.		Physiologie générale.
LAPORTE.	T	Physique générale et Radioactivité.	SALEM.		Mathématiques générales.
JANET.	T	Mécanique analytique et Mécanique céleste.	ESCLANGON.	T	Physique (P. C. B.).
PETIT.	T	Biologie maritime.	LELONG.	T	Mathématiques générales.
			DEVILLERS.		Anatomie et Histologie comparées.
			EHRESMANN.	T	Topologie algébrique.
			FRANÇON.		Physique (M. P. C.).
			GLANGEAUD.	T	Géographie physique et Géologie dynamique.

MM.		MM.	
GODEMENT	T	M. LÉVY	Physique théorique.
PISOT	T	LENORMANT	Physiologie.
ROCH (E.)		M ^{me} CHAIX	Chimie biologique.
SCHATZMANN		M ^{me} HUREL-PY. . .	Biologie végétale (P. C. B.).
TERMIER	T	PIAUX	Chimie (P. C. B.).
ZAMANSKY	T	BRUN	Mécanique expérimentale des fluides.
JOLIOT	T	LEDERER	Chimie biologique.
LENNUIER		M ^{me} DUBREIL-JACOTIN.	Mathématiques.
RIZET		M ^{me} LELONG-FERRAND.	Mathématiques (E. N. S.).
ROUTHIER		BELLAIR	Géologie (S. P. C. N.).
M ^{me} TONNELAT		COTTE T	Physique (M. P. S.).
DIXMIER		DUBOIS (J.-E.) . . .	Chimie.
SOUCHAY		LAMOTTE	Zoologie (E. N. S.).
AIGRAIN		LE ROLLAND	Mécanique des fluides.
BRUSSET		MICHEL	Chimie (P. C. B.).

Secrétaire général. Ch. MONIER.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41551528_0035

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DU SYSTÈME NERVEUX DES ARANÉIDES

Par Roland LEGENDRE

SOMMAIRE

Introduction	343
Chapitre I. — Matériel et techniques	346
A. — <i>Techniques d'élevage</i>	346
1. Élevage des Dolomèdes (346); — 2. Élevage des Tégénaires (347); — 3. Condi- tions générales d'élevage et de maintien en captivité des Araignées (347).	
B. — <i>Techniques embryologiques</i>	348
C. — <i>Techniques histologiques</i>	349
D. — <i>Liste des Araignées étudiées</i>	351
Chapitre II. — Grandes étapes de la vie de l'Araignée	353
Chapitre III. — Organogénèse du système nerveux central	355
I. — <i>Mise en place du système nerveux</i>	555
1. Cerveau (355); — 2. Ganglions sous-œsophagiens (355); — 3. Ganglions abdominaux (355).	
II. — <i>Sacs cœlomiques et leurs dérivés</i>	356
Aspect des cellules (357).	
III. — <i>Formation des ganglions</i>	359
1. Aperçu historique (359); — 2. Observations personnelles (360); — 3. Conclusions (361).	
IV. — <i>Division des neuroblastes</i>	362
1. Aspect des neuroblastes (362); — 2. Division des neuroblastes (362); — 3. Conclusion (363).	
V. — <i>Élaboration du neurone</i>	363
VI. — <i>Historique et conclusions</i>	366
Chapitre IV. — Composants du système nerveux central	368
I. — <i>Composants « neuroniques » du système nerveux central</i>	368
1. <i>Cellules ganglionnaires</i> (369): <i>a.</i> Grands neurocytes (369): Origine embryo- logique (369); — Localisation et fonction (371); — Neurones géants (371); — <i>b.</i> Moyens neurocytes (371): Embryologie (371); — Localisation (371); — Fonction (372); — <i>c.</i> Petits neurocytes (372): Embryologie (372); — Localisation et fonction (372); — <i>d.</i> Conclusions (373). — 2. <i>Cellules senso- rielles périphériques</i> (373). — 3. <i>Structure des nerfs aranéens</i> (374).	

II. — <i>Éléments « non neuroniques » du système nerveux central</i>	375
1. <i>Cellules neurosécrétrices</i> (375) : <i>a.</i> Cellules neurosécrétrices du type A (376) : Embryologie (376) ; — Description (377) ; — Destinée des sécrétions (378) ; — <i>b.</i> Cellules neurosécrétrices du type B (379) : Embryologie (379) ; — Description et mode de sécrétion (379) ; — Cycle de sécrétion (380) ; — <i>c.</i> Caractéristiques des cellules neurosécrétrices (380) : Répartition des cellules neurosécrétrices (380) ; — Évolution dans le temps des cellules neurosécrétrices (382) ; — <i>d.</i> Conclusions (382). — 2. <i>Neurilemme</i> (382). — 3. <i>Cellules névrogliales</i> (384).	
<i>Chapitre V. — Cellules endocrines et néphrocytes</i>	386
A. — <i>Cellules endocrines et néphrocytes</i>	386
1. <i>Variation des couches de tissus endocrines et néphrocytaires durant le développement post-embryonnaire</i> (386). — 2. <i>Genèse du tissu endocrine</i> (387). — 3. <i>Multiplication des initiales endocrines</i> (388). — 4. <i>Genèse des néphrocytes</i> (388).	
B. — « <i>Organe antérieur</i> »	389
1. <i>Situation et aspect</i> (389). — 2. <i>Innervation de l'organe antérieur</i> (390). — 3. <i>Organe antérieur des Salticidæ</i> (390) : <i>a.</i> Types cellulaires (390) ; — <i>b.</i> Répartition et connexion des îlots endocrines (392). — 4. <i>Discussions et conclusions</i> (392) : <i>a.</i> Cycle des néphrocytes (393) ; — <i>b.</i> Comparaison des tissus néphrocytaires et endocrines des Araignées avec les « corps lymphoïdes » de quelques autres Arthropodes (394).	
<i>Chapitre VI. — Anatomie du système nerveux central</i>	395
A. — <i>SYNCÉRÉBRON</i>	395
I. — <i>Développement embryonnaire</i>	395
1. <i>Archicérébron</i> (396). — 2. <i>Fossettes semi-lunaires</i> (397). — 3. <i>Vésicules latérales</i> (397) : Les boutons latéraux et la question du coelome pré-antennulaire (398). — 4. <i>Territoire rostral</i> (398). — 5. <i>Ganglion des chélicères</i> (399). — 6. <i>Conclusions</i> (399).	
II. — <i>Anatomie</i>	400
1. <i>Nerfs optiques et leurs centres</i> (400) : <i>a.</i> Trajet des nerfs optiques (400) ; — <i>b.</i> Yeux médians et yeux latéraux (401) ; — <i>c.</i> Centres optiques (403) : 1 ^o Centre des nerfs médians antérieurs (403) ; — 2 ^o Centre des nerfs latéraux (404) ; — <i>d.</i> Conclusion (404). — 2. <i>Ganglion cérébroïde</i> (405). — 3. <i>Centres rostraux</i> (405) : <i>a.</i> Étude du ganglion rostral chez la prélarve (406) ; — <i>b.</i> Connexions nerveuses (407) ; — <i>c.</i> Quelques mots à propos de la glande du rostre (408) ; — <i>d.</i> « Organe rostral » (408) ; — <i>e.</i> Trajet du nerf rostral (409) ; — <i>f.</i> Étude anatomique du rostre (410) : Muscles pairs (410) ; — Muscles impairs (411) ; — Innervation (411). — 4. <i>Nerfs chélicériens et leurs centres</i> (411) : <i>a.</i> Nerf des chélicères (411) ; — <i>b.</i> Nerfs de la glande à venin (412).	
B. — <i>GANGLIONS SOUS-ŒSOPHAGIENS</i>	414
I. — <i>Ganglion des pédipalpes</i>	415
1. <i>Origine embryologique</i> (415) : <i>a.</i> Homologie du « segment fugace » (415). — 2. <i>Structure du ganglion</i> (417). — 3. <i>Nerfs issus du ganglion des pédipalpes</i> (418) : <i>a.</i> Nerf des pédipalpes (418) ; — <i>b.</i> Nerf sensoriel (418). — 4. <i>Discussion sur la valeur du segment fugace</i> (419).	
II. — <i>Ganglions des pattes marcheuses</i>	419
1. <i>Structure interne</i> (420). — 2. <i>Nerfs segmentaires</i> (420).	

III. — <i>Ganglions de la cauda equina</i>	421
1. <i>Nerfs abdominaux</i> (422). — 2. <i>Quelques considérations sur les ganglions abdominaux et la segmentation</i> (423).	
IV. — <i>Chaîne ventrale paire et ganglions axillaires</i>	424
1. <i>Origine et trajet du nerf latéral</i> (424). — 2. <i>Structure et localisation des ganglions axillaires</i> (425). — 3. <i>Origine des ganglions axillaires</i> (426).	
C. — REMARQUES GÉNÉRALES ET CONCLUSIONS	426
<i>Chapitre VII. — Système nerveux sympathique</i>	429
A. — SYSTÈME STOMATO-GASTRIQUE	429
I. — <i>Ganglion frontal</i>	429
1. <i>Embryologie du ganglion frontal</i> (430). — 2. <i>Discussion des résultats</i> (432). — 3. <i>Conclusions</i> (432).	
II. — <i>Nerf récurrent</i>	433
1. <i>Origine</i> (433). — 2. <i>Trajet</i> (433).	
III. — <i>Branche impaire du nerf rostral</i>	433
B. — SYSTÈME ENDOCRINE RÉTROCÉRÉBRAL	434
I. — <i>Premiers organes de Schneider</i>	434
1. <i>Structure</i> (434). — 2. <i>Origine embryologique</i> (434).	
II. — <i>Seconds organes de Schneider</i>	435
1. <i>Structure</i> (436). — 2. <i>Origine embryologique</i> (436).	
III. — <i>Essai d'homologation des organes de Schneider</i>	437
IV. — <i>Nerf accessoire des premiers organes de Schneider</i>	437
V. — <i>Nerf principal des premiers organes de Schneider</i>	437
1. <i>Origine</i> (438). — 2. <i>Trajet</i> (438).	
VI. — <i>Nerf interganglionnaire</i>	438
VII. — <i>Nerf pharyngien</i>	439
1. <i>Origine</i> (439). — 2. <i>Trajet</i> (439).	
VIII. — <i>Quelques remarques physiologiques</i>	439
1. <i>Les rapports entre les cellules neurosécrétrices et les organes de Schneider</i> (439). — 2. <i>Rythme d'activité</i> (440). — 3. <i>Conclusions</i> (440).	
C. — CHAÎNE VENTRALE PAIRE ET GANGLIONS AXILLAIRES	440
D. — REMARQUES GÉNÉRALES ET CONCLUSIONS	442
<i>Chapitre VIII. — La segmentation de la région antérieure des Araignées</i> ...	444
A. — <i>Rappels morphologiques</i>	444
B. — <i>Évolution des idées sur la segmentation de la région antérieure des Aranéides</i>	446
1. <i>Interprétation</i> de G. SAINT-RÉMY (446). — 2. De E. S. GOODRICH et R. LANKASTER (446). — 3. De N. HOLMGREN (446). — 4. De A. PETRUNKEVITCH (447). — 5. De N. HOLMGREN-B. HANSTRÖM (447). — 6. De P. IWANOFF et L. STÖRMER (447). — 7. De G. FERRIS-B. FIRSTMAN (448).	
C. — <i>Remarques au sujet des critères de la segmentation</i>	448
D. — <i>Rappel des données anatomiques</i>	449
1. <i>Valeur de l'acron chez les Aranéides</i> (449). — 2. <i>Ganglion cérébroïde</i> (450). — 3. <i>Ganglion rostral et rostre</i> (450). — 4. <i>Ganglion chélicérien et chélicères</i> (451). — 5. <i>Ganglion des pédipalpes et pédipalpes</i> (451).	

E. — <i>Conclusions morphologiques</i>	452
1. <i>Région antérieure et cerveau</i> (452) : <i>a.</i> Première thèse sur la région antérieure du cerveau (452) ; — <i>b.</i> Seconde thèse sur la région antérieure du cerveau (453) ; — <i>c.</i> Troisième thèse sur la région antérieure du cerveau (453). — 2. <i>Ganglion cérébroïde</i> (453). — 3. <i>Tritocérébron</i> (453). — 4. <i>Ganglion chélicérien et chélicères</i> (453). — 5. <i>Segment fugace et somite des pédipalpes</i> (454). — 6. <i>Conclusions</i> (454).	
Chapitre IX. — Les Araignées dans l'ensemble des Arthropodes	455
A. COMPARAISON avec les <i>Trilobitomorphes</i> (455). — B. Avec les <i>Mérostomacés</i> (457). — C. Avec les <i>Pycnogonides</i> (457). — D. Avec les <i>Uropyges</i> (458). — E. Avec les <i>Onychophores</i> (459). — F. Avec les <i>Myriapodes</i> (460). — G. Avec les <i>Insectes</i> (461).	
Conclusions	462
Bibliographie	463
Planches hors-texte	474

Introduction.

Le but de ce travail est d'apporter une contribution à la connaissance morphologique des Aranéides. Il ne prétend pas être complet, les données anatomiques concernant les Araignées marquant un retard trop net sur celles des autres Arthropodes.

Née du travail de E. SIMON, l'Aranéologie est une science jeune datant de la seconde moitié du XIX^e siècle. Elle suscita immédiatement un vif intérêt pour un groupe longtemps délaissé. Disposant d'un outil efficace leur permettant de déterminer leur matériel, les zoologistes ne tardèrent pas à faire avancer nos connaissances sur ce groupe d'une manière très rapide et des contributions de grande valeur concernant l'anatomie, l'embryologie et l'histologie des Araignées datent de cette époque. C'est pendant cette période que G. SAINT-RÉMY (1887) publie son travail sur le système nerveux des Arachnides, alors que W. SCHIMKEWITSCH et A. KOWALEWSKI apportent d'importantes contributions à l'embryologie des Arachnides.

Au XX^e siècle, l'étude anatomique des Arachnides attire moins de chercheurs. Cependant la valeur de ces rares contributions est exceptionnelle. Nous citerons les travaux fondamentaux de B. HANSTRÖM sur le système nerveux, les contributions de A. PETRUNKEVITCH à l'anatomie des Arachnides et surtout les travaux anatomiques et histologiques de J. MILLOT. C'est en effet ce dernier auteur qui a le plus approfondi nos connaissances sur l'anatomie des Araignées. Les contributions de A. KAESTNER sont essentiellement d'ordre morphologique ; tout récemment, l'embryologie des Araignées subit un renouveau avec les travaux de A. HOLM et de M. YOSHIKURA.

Partant des travaux antérieurs, nous avons essayé de synthétiser toutes les données concernant le système nerveux des Aranéides. Nous avons dû rapidement abandonner l'idée d'un travail morphologique étendu, nos connaissances anatomiques sont encore trop incomplètes : c'est ainsi que la musculature prosomatique de la plupart des Araignées est totalement inconnue (mis à part le travail de B. R. BROWN [1939] sur *Agelena nævia*). Un travail d'ensemble reste à accomplir dans ce domaine. Comme nous avons limité nos investigations au seul système nerveux et à ses dérivés, nous n'avons nullement la prétention de trancher toute la question de la morphologie des Aranéides. Cependant, quand nous l'avons jugé utile, nous avons étendu nos observations à d'autres organes non nerveux.

Les réponses que nous apportons à certaines questions n'ont, bien entendu, de valeur que pour les Araignées. Même au sein de la classe des

Arachnides, c'est avec beaucoup de prudence qu'il convient de manier le concept d'homologie. Nous tombons, en fait, sur la question non encore résolue du monophylétisme ou du polyphylétisme de l'embranchement des Chélicérates. Nous n'avons pas à la trancher ici.

Notre volonté de synthèse a dû s'étendre non seulement à nos conceptions, mais surtout à nos techniques. Nous nous sommes efforcés d'étudier le développement de l'œuf à l'aide de techniques embryologiques et la morphologie du système nerveux adulte à l'aide de techniques essentiellement histologiques. Nous avons ainsi pu obtenir une vue d'ensemble de l'organogénèse de ce système et éviter ainsi de nombreuses confusions.

Deux méthodes s'offraient à nous : soit partir de l'adulte pour revenir aux ébauches embryonnaires, soit suivre le développement des ébauches embryonnaires et assister à leur épanouissement chez l'imago. Nous avons utilisé les deux méthodes, mais, aussi paradoxal que cela puisse paraître, c'est la première qui nous a le plus aidé. L'anatomie de l'adulte est mieux connue que l'anatomie de l'embryon, et, lorsque l'on dispose de séries complètes dans le temps, il est plus facile de partir d'un organe fini pour arriver à son ébauche que de partir d'une ébauche hypothétique pour vouloir à tout prix arriver à un organe. Le choix de ces ébauches est arbitraire, car l'embryon n'a pas une anatomie fixe. Celle-ci est variable, mouvante, en pleine évolution, et il est difficile de dire que telle ébauche donnera tel organe. Il est certain que, contrairement à ce qu'il est courant d'admettre, la structure de l'embryon n'explique pas l'architecture de l'imago, mais qu'au contraire l'anatomie de l'adulte permet de saisir l'anatomie de l'embryon.

Après une rapide présentation de nos techniques et de notre matériel, suivie d'une liste des espèces d'Araignées étudiées, nous esquisserons rapidement les grandes étapes de la vie de l'Araignée.

La seconde partie sera consacrée à l'étude du système nerveux central. Nous étudierons successivement son organogénèse, la structure histologique de ses composants chez l'adulte et son anatomie.

Dans une troisième partie, nous étudierons l'organogénèse et l'anatomie du système nerveux sympathique.

La quatrième partie sera consacrée à des réflexions morphologiques sur la segmentation de la région antérieure des Aranéides. Nous comparerons nos données à celles qui nous sont connues chez d'autres Arthropodes.

Les faits nouveaux apportés par notre contribution appartiennent à quatre disciplines différentes :

— Au point de vue histologique : nous avons étudié la division des neuroblastes embryonnaires, ainsi que l'élaboration du neurone. Nous reconnaissons trois types de cellules ganglionnaires vraies et décrivons un tissu glial extraordinairement complexe.

— Au point de vue anatomique : nous reprenons l'étude des innervations, ce qui nous amène à reconnaître l'existence d'un nerf sensoriel supplémentaire issu du ganglion des pédipalpes. Nous décrivons un système sympathique ventral pair qui, jusqu'ici, n'avait pas été signalé.

Nous précisons quelques connexions du système sympathique et nous envisageons l'anatomie du rostre.

— Au point de vue embryologique : nous reprenons l'étude de la genèse du système nerveux et principalement de la zone de contact de celui-ci avec les sacs coelomiques primaires. C'est de cette zone de contact que naît le neurilemme ; des cellules mésodermiques pénètrent dans la masse nerveuse et donneront les dérivés gliaux et une partie des cellules neuro-sécrétrices. Dans un autre ordre d'idées, nous avons pu préciser l'origine embryologique des organes de Schneider et apporter des données nouvelles sur la genèse du pont stomodéal. Nous accordons à ces deux observations une importance morphologique de premier plan.

— Au point de vue morphologique : nous combinons les données précédentes et élaborons, dans l'esprit que nous avons précédemment évoqué, une hypothèse sur la segmentation de la région antérieure des Aranéides.

Exécuté dans l'enthousiasme de la recherche, ce travail n'a pas été entrepris dans le but de vérifier ou d'infirmer une hypothèse quelconque. Nous avons tenté de comparer le plus possible les résultats acquis sur certaines espèces d'Araignées avec ceux obtenus sur d'autres. Nous avons étendu, autant qu'il nous était possible de le faire, nos observations à d'autres groupes d'Arachnides (Scorpions, Pseudoscorpions, Acariens) que nous avons fixés et coupés dans ce but.

CHAPITRE PREMIER

MATÉRIEL ET TECHNIQUES

Il était nécessaire, pour les buts que nous nous proposons, de pouvoir examiner le plus grand nombre possible d'espèces d'Araignées, donc de parvenir, après de nombreuses captures, à mettre en route plusieurs élevages. Nous insistons sur le fait que, même en anatomie, il est bon de pouvoir disposer d'un matériel abondant d'une même espèce. Il est, en effet, indéniable que chaque animal présente des particularités individuelles. Seul l'examen de nombreux individus permet de les reconnaître. Pour pouvoir suivre le développement dans le temps de l'individu, nous avons, en dehors des élevages, utilisé des techniques embryologiques. Bien entendu, c'est l'histologie qui nous a le plus aidé pendant l'élaboration de ce travail.

A. — Techniques d'élevages.

Deux genres ont été élevés de l'œuf à l'adulte. Ce sont les genres *Tegenaria* (*Agelenidæ*) et *Dolomedes* (*Pisauridæ*). Nous avons pu obtenir de nombreuses reproductions en captivité qui, en nous fournissant un matériel nombreux et systématiquement sûr, ont grandement facilité nos recherches. D'autres genres (*Scytodes*, *Thomisus*, *Pardosa*, *Pisaura*) ont été maintenus en captivité sans parvenir à la reproduction. D'autres espèces, n'ayant pas donné lieu à de véritables élevages, sont nées de cocons recueillis dans la nature et ramenés au laboratoire.

Il est impossible d'élever de nombreuses espèces dans de mêmes conditions. Chaque espèce demande une technique adaptée à son mode de vie. C'est ainsi que des *Thomisus*, menant une vie errante en pleine lumière (*Xysticus*, par exemple), demandent des conditions d'élevage très différentes des *Tégénaires* qui, généralement, vivent réfugiées dans les endroits sombres et humides. Il faudrait des installations appropriées et beaucoup de soins pour pouvoir réaliser sérieusement et simultanément de nombreux élevages. Nous n'avons pas cette ambition, et c'est pourquoi nous nous sommes limité à deux genres.

1. **Élevage des Dolomèdes.** — Nous avons élevé des *Dolomedes fimbriatus* (Cl.) provenant de deux localités différentes situées aux environs de Bitche (Moselle). Ces stations sont inédites (étang de Hanau, vallée de Bærenthal). Nous avons essayé le plus possible de nous rapprocher des conditions idéales d'élevage préconisées par P. BONNET (1930). Nous y sommes relativement bien parvenu. C'est ainsi que chaque individu adulte disposait d'un petit terrarium rectangulaire, ou alors d'un grand aquarium tapissé de mousse, toujours abondamment humidifié. Ces élevages étaient maintenus en pleine lumière, souvent au soleil, ce qui correspond à l'optimum écologique de l'espèce. Les jeunes stades ont été maintenus ensemble dans un grand aquarium analogue à celui dont disposaient les adultes, ou alors dans des tubes de chasse, isolés les uns des autres, mais toujours maintenus en pleine lumière. En un mot, nous avons repris, sans beaucoup les changer, les techniques de P. BONNET (1930). Si nous avons élevé des Dolomèdes, c'était pour des raisons bien précises, car l'élevage en

est beaucoup plus difficile que celui des Tégénaires. Voici les raisons qui ont dicté ce choix :

— La ponte des Dolomèdes comprend 250 à 300 œufs, ce qui fournit un matériel abondant pour les études embryologiques et celles des jeunes stades.

— Ces œufs ont un diamètre relativement grand (1,4-1,9 mm) ce qui facilite grandement leur étude.

— Le développement embryonnaire des Dolomèdes est très rapide. Il dure vingt et un à vingt-deux jours.

— L'embryologie est bien connue depuis les travaux de P. PAPPENHEIM (1903). C'est peut-être avec *Agelena labyrinthica* (Cl.) étudiée par K. KISHINOUE (1891), P. WALLSTABE (1908) et G. KAUTZSCH (1909), l'Araignée dont le développement embryonnaire est le mieux connu.

— La dernière raison est d'ordre anatomique. B. HANSTRÖM (1919) souligne le fait remarquable en lui-même que *Dolomedes*, bien qu'appartenant à la famille des *Pisauridæ*, a une structure nerveuse en tout point superposable au type *Agelenidæ*.

Ces raisons sont suffisantes pour comprendre pourquoi nous avons, en choisissant les Dolomèdes comme matériel, pensé essentiellement à l'étude embryologique de ces Araignées.

2. Élevage des Tégénaires. — Nous avons élevé avec beaucoup de succès trois espèces de *Tegenaria* : *T. derhami*. Scop, *T. atrica* C. L. Koch, *T. sæva* Blackwall, qui sont certainement, avec les Épeires, les Araignées dont l'anatomie est la mieux connue. Elles ont, en effet, fourni un matériel intéressant à A. SCHNEIDER (1892) et à W. WAGNER (1883-1888). Leur élevage ne présente pas de difficultés insurmontables : ce sont des Araignées « domestiques » et, pour elles, la question de l'optimum écologique ne se pose pas. Aussi intéressants que soient ces animaux pour les études anatomiques, ils fournissent, cependant, un piètre matériel embryologique. Nous en verrons tout à l'heure la raison.

Les larves, nymphes et adultes, s'élèvent parfaitement, de même que les individus capturés se maintiennent en captivité avec une remarquable facilité. Les exemplaires immatures sont élevés individuellement dans des tubes de verre fermés à l'aide d'un bouchon d'ouate. Les nymphes âgées et les adultes sont maintenus dans des bocaux à confiture fermés à l'aide de couvercles à vis, percés de nombreux trous d'aération. La nourriture consiste en Grillons ou en *Drosophiles* qui leur sont donnés soit à des intervalles courts (deux à trois jours) si l'on veut obtenir un développement accéléré, soit à des intervalles plus longs (dix à quinze jours) si l'on veut les maintenir le plus longtemps possible à un certain stade.

Pour obtenir des durées d'intermue constante, nous avons élevé des animaux provenant d'une même ponte dans une étuve à température et degré hygrométrique réglables. De ce fait, les quatre facteurs agissant sur les mues de croissance : nourriture, température, degré hygrométrique, éclairage, étaient sous notre contrôle. Nous pouvions ainsi prévoir et même provoquer des mues à volonté. Les jeunes Tégénaires, une fois libres, ont un développement très uniforme et, dans de mêmes conditions externes, effectuent leur mue en bloc (42 nymphes au troisième stade passant au stade 4 en l'espace de trente-deux heures ; observation des 21-22 août 1955).

3. Conditions générales d'élevage et de maintien en captivité des Araignées. — Comme partout ailleurs, si l'on veut obtenir de bons résultats, il faut avant tout tenir compte de la « personnalité » des captives. Ainsi, certaines Araignées solitaires (*Agelenidæ*, *Araneidæ*, *Thomisidæ*, *Clubionidæ*, *Salticidæ*, *Pisauridæ*, etc.) demandent à être maintenues séparément dans des flacons individuels, sinon leur farouche instinct apparaît, et ce sont des luttes mortelles qui s'engagent. Nous avons abondamment mis à contribution les tubes de chasse et les bocaux à confiture, qui nous ont fourni des « prisons » idéales, adaptables à la taille des captives. En règle générale, ces lots d'élevage doivent être placés dans des endroits adéquats. Il faut toujours essayer de se rapprocher le plus possible des conditions de vie naturelles. C'est ainsi

que des *Salticidæ* ne pourront vivre dans une cave mal éclairée, des *Cælotés* vivant dans la sombre humidité des souches pourries ne supporteront pas une longue exposition aux rayons solaires.

Si, en règle générale, il vaut mieux séparer les Araignées que l'on désire élever, certaines familles (*Lycosidæ*, par exemple) possèdent des représentants assez sociables. Certaines Pardoses, que l'on rencontre en masse au printemps courant dans les amas de feuilles mortes de nos forêts, peuvent facilement être élevées en groupe dans de petits aquariums remplis d'un cinquième de sable et tapissés de feuilles mortes. Par contre, quelques *Pardosa hortensis* Thor. placées chacune séparément dans un bocal à confiture, lui-même placé dans l'herbe d'une forêt, ne tardent pas à mourir. Il semble bien que les grands espaces et une certaine stimulation sociale soient nécessaires à cette espèce.

Tous nos élevages ont été nourris avec des Grillons (*Gryllus domesticus* L.). Ces Orthoptères sont des animaux de pâture idéaux, car de jeunes stades sont offerts aux Araignées de petite taille, et les stades plus volumineux aux captives plus grosses. Les Drosophiles sont aussi intéressantes pour les jeunes nymphes, leur petite taille étant adaptée à celle de leur chasseur. Nous insistons sur l'importance de ces élevages d'animaux de pâture, car l'élevage systématique des Araignées dépend au plus haut point de la réussite de ces élevages secondaires. Pour notre part, nous avons apporté autant de soins et de vigilance au bon fonctionnement de nos élevages de Grillons et de Drosophiles qu'à ceux de nos Araignées.

L'endroit où l'on place les élevages est extrêmement important. En général, les pièces de laboratoire ont une atmosphère beaucoup trop sèche pour les Araignées. Même les genres domestiques, comme les *Pholcus* ou les *Tegenaria*, souffrent de ces conditions. Il faut avoir soin de mouiller de temps en temps les couvercles des bocaux d'élevage. Le soleil est toujours dangereux, car il dessèche l'atmosphère interne des flacons d'élevage. Les Aranéides sont très sensibles aux vapeurs toxiques des produits utilisés en histologie (xylène, toluène, formol, etc.). L'idéal est de pouvoir disposer d'un local réservé uniquement à ces élevages. C'est d'ailleurs ce que nous avons pu réaliser. De toute manière, il est bon, comme nous l'avons fait, de contrôler, à l'aide d'un thermo-hygromètre enregistreur, la température et le degré hygrométrique du local d'élevage. Ceci évite bien des déceptions.

Nous indiquerons, en fin de ce chapitre, une liste des espèces étudiées en spécifiant si nous les avons simplement maintenues en captivité ou élevées depuis l'œuf.

B. — Techniques embryologiques.

Nous avons utilisé pour l'étude du développement des œufs la méthode préconisée par A. HOLM (1940). Les pontes sont soigneusement recueillies et l'on compte le nombre d'œufs. Ces derniers sont séparés en deux lots. Le premier est maintenu libre et placé dans les mêmes conditions physiques d'élevage que le second. Les œufs du second lot sont placés par groupes de 10 à 12 dans des verres de montre et recouverts d'une couche très faible d'huile de paraffine. Les œufs libres et les œufs enrobés sont placés dans une étuve à température constante (27° C). L'huile de paraffine présente de gros avantages. Tout d'abord elle éclaircit les membranes et permet une observation directe de l'embryon vivant. D'autre part, elle ne gêne en rien le développement des germes qui éclosent comme les autres.

Le lot placé en huile de paraffine est un lot de contrôle qui permet de suivre les mouvements blastocinétiques, donc de connaître l'âge de l'embryon. Le lot resté libre servira de matériel que l'on fixera lorsqu'on le jugera utile. Ceci suppose le développement synchrone des deux lots. A ce propos, une remarque s'impose. Les anciens embryologistes (J. MORIN, T. H. MONTGOMERY, P. PAPPENHEIM) assurent que tous les œufs d'une même ponte se trouvent à tout moment au même stade de développement. Nous ne sommes pas du tout d'accord avec cette remarque. Nous avons, bien au contraire, observé que les œufs d'une même ponte ne présentent pas un développe-

ment synchrone. Ainsi, chez la Dolomède, on peut rencontrer au début du développement des embryons à 8 segments, alors que d'autres n'en sont qu'au stade des cumulus. Il semble bien que les retards se compensent au cours de toute la vie embryonnaire, car tous les cocons de Dolomède que nous avons élevés nous ont donné des éclosions parfaitement synchronisées.

C'est ce manque d'uniformité au cours du développement qui rend les pontes de Tégénaires impropres aux études embryologiques. La durée de la vie embryonnaire est longue et l'éclosion d'une ponte s'étale sur une semaine (lors des prélèvements, on ne peut se fier aux œufs-témoins qui nous indiquent leur stade de développement, mais non celui du lot libre).

Les œufs ont été observés vivants dans l'huile de paraffine au binoculaire. Certaines séries ont été photographiées *in toto* (voir R. LEGENDRE, 1958). Notre ambition avait été de cinématographier certains développements, mais nous n'avons pas pu réaliser ce dessein. Nous avons combiné la méthode macroscopique à la méthode histologique. Les germes ont été fixés au Duboscq-Brasil, sans les priver de leurs membranes embryonnaires. Deux heures de fixation se sont avérées suffisantes. Pour des études cytologiques, nous avons fixé les embryons (après les avoir libérés de leurs membranes) au Flemming fort (trois heures de fixation à froid). La plupart des coupes ont été colorées à la trioxyhématéine ferrique de Hansen (formule originale).

Certains embryons ont été colorés *in toto* au carmin boracique de Grenacher, d'autres à l'hématoxyline d'Ehrlich. Les résultats ont été fort satisfaisants.

Pour les élevages en huile de paraffine, il convient de surveiller attentivement l'aspect de celle-ci, la changer rapidement lorsqu'un début de rancissement se fait remarquer. Ceci est inutile pour la durée de développement des Dolomèdes, qui est relativement courte.

Température et degré hygrométrique influent sur la rapidité de développement des germes. Ces deux facteurs doivent être, si possible, maintenus constants, d'où l'intérêt de l'étuve précitée.

Les jeunes stades sont maintenus à proximité des enveloppes embryonnaires et du cocon (dans le cas de l'élevage de celui-ci). Il est bon, cependant, de séparer les individus le plus tôt possible en les plaçant séparément dans de petites boîtes de plastique ($2 \times 3 \times 1$ cm). Dès que leur taille le permet, les animaux sont placés séparément dans des récipients plus spacieux (tubes de chasse ou bocaux à confiture).

Les mues ont été conservées en alcool à 70°. A chaque animal correspond donc un flacon où ses exuvies sont ramassées, chacune dans un petit tube étiqueté.

C. — Techniques histologiques.

Les Araignées, comme tous les Arthropodes aériens, sont difficilement pénétrables aux agents fixateurs et à la masse d'inclusion. Les fixateurs aqueux ne mouillent pas leur cuticule. On peut pallier ce désavantage en plongeant très rapidement l'objet à fixer dans une solution étendue de produits tenso-actifs (type Mir du commerce) avant de le placer dans le liquide fixateur. Par ce tour de main, tous les fixateurs sont accessibles et utilisables pour les Araignées. On peut, de ce fait, fixer *in toto*, après avoir bien entendu pratiqué quelques boutonnières, sans avoir recours à une dissection préalable. L'inclusion est, elle aussi, délicate, le corps des Aranéides étant composé de zones molles et de zones très dures. L'inclusion à la paraffine seule donne des résultats déplorables. Comme le propose J. MILLOT (1926), la meilleure méthode est l'inclusion mixte : celloïdine-paraffine. Nous avons utilisé essentiellement une solution fluide de celloïdine dans le benzoate de méthyle suivie de 3 bains très courts dans du benzène pur (une demi-heure à une heure en tout), préparant ainsi l'objet à la pénétration par la paraffine que nous avons toujours choisie très dure (56-58°). Nous avons, bien entendu, utilisé l'inclusion mixte proposée par J. MILLOT (celloïdine dissoute dans un mélange à parties égales d'alcool absolu et d'éther anhydre). Nous lui reprochons cependant d'avoir à utiliser du toluène qui durcit énormément la chitine. Cette

dernière technique demande de plus une déshydratation parfaite des objets avant le bain de celloidine, donc durcissement de ceux-ci par les alcools, alors que le benzoate de méthyle absorbe facilement les traces d'eau susceptibles d'être restées dans l'objet.

Nous avons, bien entendu, essayé les produits ramollissants de la chitine (Diaphanol, Chloratren) à base de ClO_2 , le premier étant une solution de ClO_2 dans l'acide acétique, le second dans l'acide nitrique. Nous n'avons obtenu que des résultats fort moyens, les rubans de coupes se déchirant très facilement, car, si ces produits ramollissent la couche chitineuse externe, ils n'agissent pas du tout sur les formations internes très dures comme l'endosternite prosomatique, par exemple. Un ramollissement de ces dernières ne peut être obtenu que par un séjour de longue durée (trois semaines à un mois) dans ces produits ; la structure histologique des tissus est alors fortement altérée par la formation et l'accumulation de bulles de chlore à l'intérieur de la pièce à fixer.

Pour les objets de petite taille et peu chitinisés (embryons, larves et jeunes nymphes), nous avons utilisé, avec beaucoup de succès, l'inclusion simple en paraffine, en remplaçant le toluène par le *Supercedrol* Gurr. Ce liquide simplifie beaucoup la technique d'inclusion. En effet, après déshydratation rapide de l'objet dans l'alcool à 70° (3 bains de trois heures), celui-ci est plongé dans le *Supercédrol*, que l'on renouvelle trois fois. La durée de ce bain est illimitée. Nous avons laissé des embryons fixés au Flemming plus de six mois dans ce liquide sans qu'il y ait eu altération des structures cytologiques. Les objets passent ensuite directement dans les bains de paraffine.

Nous avons essayé beaucoup de fixateurs, pour n'en retenir finalement que quelques-uns. Nous les grouperons en deux types : les fixateurs anatomiques et les fixateurs cytologiques.

Le premier groupe comprend des fixateurs donnant une fixation globale satisfaisante et permettant de ce fait des études anatomiques assez poussées. C'est d'ailleurs une hérésie assez courante de croire que l'on peut poursuivre des études anatomiques sur du matériel fixé d'une manière quelconque. Nous sommes, bien au contraire, persuadé qu'une parfaite fixation des cellules entraîne une meilleure visibilité des organes. Le fixateur qui, entre nos mains, correspond le mieux à ce désir est certainement le fixateur de Helly, qui convient admirablement aux Araignées. Les fixateurs picriqués (Bouin et variantes) sont aussi excellents, mais n'ont pas la finesse du Helly. Nous accordons une mention spéciale au liquide de Duboscq-Brasil qui nous a servi à fixer bon nombre de nos embryons, mais qui, en tant que fixateur alcoolique, n'est pas apte à tous les usages. Le Susa de Haidenhain donne aussi de bons résultats. Les fixateurs comme le Gilson donnent des résultats déplorables. Quant au liquide de Petrunkevitch, tout comme les mélanges récents (liquide de Newcomer, par exemple), ils ne nous ont fourni que des résultats désastreux.

Bien entendu, nous avons fait suivre ces fixations de colorations dites « topographiques ». C'est le Trichrome de Masson, dans la modification au vert Lumière proposée par N. C. Foot (1933), qui nous a donné les meilleurs résultats (surtout après la fixation au Helly). Les noyaux ont été colorés à l'hématoxyline de Regaud. Le Trichrome de Prenant est malheureusement difficile à réaliser avec les colorants actuellement accessibles sur nos marchés. L'Azan donne aussi de très belles images ; il en est de même pour la coloration de Mann. Les coupes d'embryon ont été colorées à la trioxyhématéine de Hansen avec contre-coloration au vert Lumière.

Parmi les fixateurs cytologiques utilisés, nous réservons une place de choix au liquide de Flemming qui nous a donné les meilleurs résultats. C'est la formule faible (très peu d'acide acétique) qui donne les images les plus satisfaisantes chez les Aranéides. Nous avons toujours fixé pendant vingt-quatre heures, soit à la température du laboratoire, soit à la glacière, sans remarquer de notables différences. L'hématoxyline de Regaud (formule lente) donne de très belles colorations nucléaires après ce mode de fixation. Pour l'étude des divisions cellulaires des neuroblastes, nous avons fait suivre la fixation au Flemming d'une réaction nucléaire de Feulgen (durée d'hydrolyse optimum : vingt-trois minutes). Nous avons eu beaucoup de mal à mettre au point et à utiliser les techniques d'imprégnation argentique ; après de nombreux essais, quelques

méthodes nous ont donné satisfaction. Ce sont les méthodes de Bielchowski [dans les modifications apportées par AGDUHR (1917) (*in* B. ROMEIS), par GLEES (1950) et par VAN CAMPENHOUT (1953)]. Ces techniques sont capricieuses. Pourtant, on peut aider la chance en utilisant uniquement (et ceci est valable pour toute l'histologie) des produits d'une pureté exceptionnelle.

Pour l'étude de la neurosécrétion, nous avons utilisé la technique mise au point par G. GOMORI (hématoxyline chromique-phloxine) et par M. GABE (fuchsine-paral-déhyde).

Les autres techniques spéciales utilisées au cours de ce travail seront précisées au moment utile.

Il nous reste encore quelques mots à dire sur une technique que nous avons d'ailleurs fort peu utilisée : la dissection. Les Aranéides ne se dissèquent pas, surtout nos exemplaires indigènes, toujours de petite taille. Nous avons préféré, pour les études anatomiques, les reconstitutions planes effectuées à partir de séries histologiques complètes. En effet, la masse du corps des Aranéides est d'une consistance semi-fluide. Si l'on coupe le tégument externe, soit dans le but de faciliter la fixation ou alors de voir certains organes, on détruit les rapports normaux entre les différents organes d'une telle manière que l'interprétation devient impossible. Nous avons cependant disséqué de grands exemplaires de Tégénaires après les avoir durcis quelques jours dans l'alcool à 100°, ou alors dans un mélange de un tiers de formol à 40 p. 100 et de deux tiers d'alcool à 100°. La meilleure technique anatomique reste, pour les Aranéides, celle de la reconstitution à partir de coupes orientées dans les trois plans (séries horizontales, sagittales, transversales).

Les injections de colorants vitaux sont difficiles à réussir, car les Araignées sont des animaux extrêmement fragiles, la moindre lésion des téguments provoquant une hémorragie mortelle. Cependant, si l'on provoque l'autotomie d'une patte et que l'on injecte la masse colorante par cet orifice « provoqué », les chances de survie sont beaucoup plus grandes. Nous avons pu ainsi effectuer quelques injections supra-vitales de bleu de méthylène (vital Gurr) à 0,75 p. 100 pour l'étude de certaines ramifications nerveuses. Les pièces étaient ensuite fixées vingt-quatre heures dans une solution de molybdate d'ammonium à 10 p. 100 additionnée de quelques gouttes d'eau oxygénée. Les exemplaires ont été ensuite disséqués au binoculaire.

Les tentatives chirurgicales expérimentales (greffes ou ablation d'organes) sont absolument irréalisables chez les Aranéides européens. Après quelques essais infructueux, nous avons rapidement abandonné tout espoir de réussite dans cette direction.

D. — Liste des Araignées étudiées.

Tous les animaux étudiés proviennent de chasses dans la région sarro-lorraine. La plupart, ne supportant que mal la captivité, ont été immédiatement fixés après leur détermination. Les espèces ayant été maintenues en captivité seront suivies d'un astérisque ; celles ayant donné lieu à des élevages à partir d'œufs pondus en captivité seront suivies de deux astérisques. Quant aux espèces qui nous ont fourni un matériel d'étude embryologique, elles seront suivies d'une petite croix. La liste suivante est établie selon les données de J. MILLOT (*Traité de Zoologie*, t. VI, p. 719 et suivantes) et ne comporte que des Labidognathes aranéomorphes (1).

(1) Cette liste présente de regrettables lacunes ; c'est ainsi que nous avons, faute d'avoir pu en obtenir des échantillons, dû renoncer à l'étude des Orthognathes. Nous avons recherché avec assiduité le genre *Atypus* dans toutes les forêts sarroises, et ceci depuis cinq ans, sans jamais réussir à capturer un seul échantillon de cette intéressante Araignée. (Concernant le genre *Atypus* en France, voir *L'Entomologiste*, 2^e année, n° 2, mars-avril 1946, qui contient une note de E. DRESCO, une de J. DENIS et une note de capture de L. BERLAND.)

En 1880, P. BERTKAU signale cette Araignée dans la région de Trèves.

Haplogynes.

DICTYNIDÆ :

Amaurobius fenestralis (Stræm.).

SICARIIDÆ :

Scytodes thoracica (Latr.) (*).

Entélégynes à deux griffes tarsales.

CLUBIONIDÆ :

Anyphæna accentuata (Wlk.), *Micrommata roseum* (Cl.) (= *M. virescens* Sim.) ;
Clubiona terrestris Westr.

THOMISIDÆ :

Xysticus bifasciatus C. L. K., *X. cristatus* (Cl.) ;
Thomisus onustus Wlk.

SALTICIDÆ :

Heliophanus cupreus (Walck.), *Salticus scenicus* (Cl.) ;
Ballus depressus (Wlk.) (*), *Sitticus* sp.

DRASSODIDÆ (= *Drassidæ* = *Gnaphosidæ*) :

Drassodes lapidosus (Wlk.).

Entélégynes à trois griffes tarsales.

PHOLCIDÆ :

Pholcus phalangioides (Füsl.) (**).

ARGIOPIDÆ :

Tetragnatha extensa (Lin.) (*), *Linyphia peltata* Wid. ;
Argiope bruennichi (Scop.) ;
Araneus diadematus Cl. (+), *A. angulatus* Cl., *A. sericatus* Cl. ;
A. cucurbitinus Cl., *Meta merianæ* (Scop.) (*), *M. menardi* (Latr.) (*).

AGELENIDÆ :

Tegenaria atrica C. L. K. (** +), *T. sæva* Bl. (** +) ;
T. derhami (Scop.) (** +), *T. silvestris* C. L. K. ;
T. parietina Fourcr., *Cælotus solitarius* C. L. K. ;
Cælotus sp., *C. atropos* (Wlk.) (*) ;
Agelena labyrinthica (Cl.) (**).

PISAURIDÆ :

Pisaura mirabilis (Cl.) (*) ;
Dolomedes fimbriatus (Cl.) (** +).

LYCOSIDÆ :

Pardosa lugubris (Wlk.), *P. amentata* (Cl.) ;
Aulonia albimana (Wlk.), *Lycosa* sp. (*) ;
Lycosa rubrofasciata (Ohl.).

Nous devons à l'amabilité de M. le Professeur M. VACHON, de M. J. DENIS, Correspondant du Muséum, et de M. E. DRESKO, Attaché au Muséum, la détermination de ces espèces d'Araignées. Ils ont ainsi donné une base systématique solide à ce travail, et c'est pour nous un bien agréable devoir de les en remercier (1).

(1) Nous remercions également M. le Professeur R. HUSSON, ainsi que MM. J. DAUM et F. SAHLI, pour le matériel qu'ils nous ont procuré. Nous remercions aussi, bien vivement, nos étudiants, qui ont toujours répondu d'une manière positive à nos demandes de matériel vivant.

CHAPITRE II

LES GRANDES ÉTAPES DE LA VIE DE L'ARAIGNÉE

A la suite des travaux de M. VACHON (1953, 1954, 1957), il convient de distinguer plusieurs périodes au cours du développement des Aranéides. Dans un mémoire récent, M. VACHON (1957) distingue trois périodes : les périodes embryonnaire, larvaire et nympho-imaginale qui, elles-mêmes, se subdivisent en plusieurs phases.

Nous avons étudié de notre côté la période embryonnaire et y avons reconnu plusieurs phases (LEGENDRE, 1958, *a*), nous avons étendu nos observations à la première phase de la période larvaire : la phase prélarvaire, d'une très grande importance morphogénétique ; l'étude des phases ultérieures est envisagée par M. VACHON (1957).

Nous résumons ici brièvement les caractéristiques essentielles de ces phases :

1. — Période embryonnaire.

a. *Phase primordiale* : elle va de la fécondation de l'ovule à la formation de la plaque germinative, elle est caractérisée par la segmentation de l'œuf et par la genèse des feuilletts.

b. *Phase de métamérisation* : pendant laquelle la bandelette germinative se segmente, chaque segment développant les composants morphologiques d'un métamère (sacs coelomique, neuromère, appendices). L'embryon, encore allongé, présente un aspect « annélidien » typique.

c. *Phase de l'inversion* : c'est une phase dynamique au cours de laquelle la bandelette germinative se scinde en deux pour se réunir à la partie dorsale du vitellus : la zone abdominale s'incurve à 90° et, à la fin de cette phase (la plus courte dans le temps), l'embryon a pris un aspect « aranéen ».

2. — Période larvaire.

a. *Phase prélarvaire* : l'animal vivant après l'inversion n'est plus un embryon ; en fait, c'est la prélarve qui s'élabore. C'est une phase d'intense morphogénèse ; elle est capitale pour l'anatomiste. C'est, en effet, au cours de cette phase que l'Araignée élabore son architecture définitive. La

prélarve mue et peut éclore (cas des Ségestries), sa cuticule porte la dent d'éclosion qui lui permet de rompre les membranes ovulaires, l'abdomen forme un angle de 90° avec le prosoma.

b. *Phase larvaire* : la larve succède après une mue à la prélarve ; l'abdomen est en position normale ; les larves sont mobiles ; la pigmentation apparaît. Après une ou plusieurs mue, délimitant plusieurs stades larvaires, l'animal devient nymphe.

3. — Période nympho-imaginale.

a. *Phase nymphaire* : la nymphe est pigmentée et pourvue d'un appareil sensoriel complet. L'organogénèse des principaux organes (sauf les organes reproducteurs) est terminée, ce qui permet à la nymphe de mener une vie libre. En même temps, le comportement change. De grégaires, les nymphes deviennent solitaires, et, après plusieurs mues de croissance, l'animal arrive au dernier stade nymphaire où les premières manifestations de la sexualité se font remarquer.

b. *Phase imaginale* : celle-ci est dominée par la fonction de reproduction. L'adulte est, en fait, une nymphe capable de se reproduire. La perpétuation de l'espèce par l'adulte semble être, en fait, l'aboutissement logique de son développement. Les différentes phases précédentes sont donc des étapes nécessaires que doit parcourir l'Araignée pour y parvenir.

Cette division dans le temps proposée par M. VACHON (1957) rend parfaitement compte des étapes que doit subir l'animal au cours de son développement. A chaque changement de période, quelque chose apparaît : ainsi, après la période embryonnaire, c'est un être organisé et arachnien qui va continuer son développement. Cet être va, lors du passage à la période nympho-imaginale, devenir organiquement apte à mener une vie libre.

Nous avons étudié anatomiquement des individus appartenant à ces différentes phases. L'organogénèse du système nerveux central et sympathique se situe essentiellement pendant la phase prélarvaire ; nous l'avons particulièrement étudié chez *Dolomedes* et *Tegenaria* ; les études anatomiques ont été exécutées sur des individus adultes, sans pour cela négliger l'anatomie des nymphes.

CHAPITRE III

ORGANOGENÈSE DU SYSTÈME NERVEUX CENTRAL

I. — Mise en place du système nerveux.

Le système nerveux est un dérivé ectodermique qui apparaît en tant qu'épaississement de la face ventrale de l'embryon. Comme chez les Annélides, le cerveau et la chaîne ventrale apparaissent séparément chez les Araignées et n'entrent que secondairement en relation.

Nous allons condenser nos observations faites sur des embryons de *Dolomedes fimbriatus*, en insistant sur les points originaux. Nous renvoyons à l'excellente mise au point de C. DAWYDOFF (1949) traitant de la genèse du système nerveux, où le lecteur trouvera une discussion pertinente des travaux antérieurs et une importante bibliographie.

1° **Cerveau.** — En accord avec P. PAPPENHEIM (1903), nous avons dénombré au moins trois neuromères entrant dans la constitution du cerveau adulte. Les segments auxquels appartiennent ces neuromères sont pour le moins incomplets. Suivant le critère défini par R. HEYMONS (1901), le segment embryonnaire comporte deux sacs cœlomiques, une paire de neuromères et des appendices. Or, dans notre cas, les sacs cœlomiques ne sont pas très nets, quoique indubitablement présents (voir pl. IV). Nous notons que O. W. TIEGS, chez les Symphyles (1940) et les Pauropodes (1947), constate lui aussi une réduction des sacs cœlomiques dans la région céphalique. Nous reviendrons plus loin, lors de l'étude anatomique du cerveau, sur ces points intéressants.

2° **Ganglions sous-œsophagiens.** — Deux bourrelets ectodermiques ventraux vont, dans chaque segment, fournir le futur ganglion. On reconnaît six segments prosomatiques nets dont les appendices donneront : les pédipalpes, les quatre paires de pattes marcheuses et, apparaissant en dernier, les chélicères. Nous avons, de plus, relevé la présence d'un « segment » (?) énigmatique, à l'avant des pédipalpes, dont nous reparlerons en temps utile.

3° **Ganglions abdominaux.** — Vers la fin de la segmentation, on reconnaît huit segments abdominaux auxquels correspondent autant de sacs cœlomiques. On relève, cependant, la présence de dix neuro-

mères (1). Ces derniers ne vont pas tarder à se fusionner, de sorte que chez l'adulte on en dénombre au maximum sept.

Le phénomène blastocinétique de l'inversion marque une étape dans le développement du système nerveux, les remaniements structuraux qu'il entraîne sont d'une importance capitale.

C'est au cours de l'inversion, en effet, que les deux bandelettes germinatives accomplissent une migration vers le haut, puis se réunissent. Ce n'est qu'à ce moment que les deux moitiés d'un même neuromère se soudent définitivement. La masse vitelline est repoussée vers l'arrière et va gonfler l'abdomen embryonnaire qui forme dès lors un angle à 90° par rapport au prosoma. Ceci donne à la prélarve une allure caractéristique.

Ces mouvements, extrêmement rapides chez la Dolomède (l'inversion se place au douzième jour et ne dure en tout que deux heures), déclenchent la migration des ganglions abdominaux vers le prosoma. Au début de ce phénomène, on peut reconnaître les six ganglions sous-œsophagiens et les dix neuromères abdominaux encore en ligne. Vers la fin de l'inversion, des coupes heureusement orientées nous montrent les deux premiers ganglions abdominaux en train de pénétrer dans le prosoma ; les cinq suivants amorcent dans l'abdomen une nette fusion, les derniers sont accolés et peu reconnaissables et ne tardent pas à disparaître. Vers le quinzième jour, la migration est terminée et tous les neuromères abdominaux sont passés dans le prosoma où ils forment la *cauda equina*.

La fin de l'inversion est aussi un signal pour les neuroblastes qui amorcent leur transformation en neurones et les premières ébauches du neuropile sous-œsophagien commencent à être visibles. Signalons cependant que, peu avant l'inversion, un neuropile cérébral est déjà décelable.

II. — Les sacs cœlomiques et leurs dérivés.

Peu d'embryologistes (à part I. MORIN, 1888, et l'école embryologique russe) se sont penchés sur la destinée des sacs cœlomiques chez les Araignées, bien que les Aranéides, par l'archaïsme de leur segmentation cœlomique, forment un matériel intéressant.

En accord avec les données récentes de l'embryologie (A. HOLM, 1940), le cœlome des Aranéides n'est pas formé par des diverticules de l'intestin primitif endodermique, bien qu'au moment de la formation des feuilletts mésodermiques les cellules endodermiques existent déjà (ces dernières apparaissant au pôle postérieur du disque germinatif). Elles forment bientôt une couche ininterrompue de cellules recouvrant les vitellophages libres. Ceux-ci sont d'ailleurs apparus un peu plus tôt au même endroit.

(1) Si l'on admet les conclusions de Miss MANTON (1949) reconnaissant un rôle initiateur au cœlome chez les Onychophores, il paraît difficile d'expliquer chez les Araignées la présence de dix neuromères par une fragmentation. N'y aurait-il pas plutôt une fusion des sacs cœlomiques ? Nous laissons la question ouverte.

Endoderme définitif et vitellophages ont donc une même origine blastodermique. Les initiales mésodermiques apparaissent peu après au même endroit, c'est-à-dire au niveau du *cumulus primitivus*. Dès leur formation, elles sont nettement distinctes des cellules de l'endoderme définitif (A. HOLM, 1940). Les bandelettes mésodermiques s'accolent à la face ventrale de l'embryon. Elles sont symétriquement disposées. L'ébauche endodermique ne reste pas cohérente, elle s'éparpille à la surface du vitellus. Chaque bandelette mésodermique se creuse après avoir élaboré une seconde couche de cellules. C'est ainsi que les sacs cœlomiques apparaissent, par simple écartement des feuilletts somatiques et viscéraux provenant des plaques mésodermiques. Le feuillet viscéral va s'accoler contre l'endoderme. Cette splanchnopleure présente des cellules à caractère absorbant. Il est fort vraisemblable que des vitellophages participent à sa constitution.

Un peu plus tard, on peut distinguer trois compartiments dans chaque sac cœlomique (I. MORIN, 1888) : une portion dorsale, une portion ventrale et une portion appendiculaire qui pénètre dans l'appendice. Suivant les données classiques (C. DAWYDOFF, 1949), la destinée de ces portions est bien connue : les parties dorsales vont former le péricarde, les compartiments latéraux pénètrent dans l'appendice et donneront la musculature ; quant aux portions ventrales, elles participeront à la formation des gonades et de la glande coxale. Nous n'avons rien à ajouter à ces données.

Les compartiments ventraux s'allongent l'un vers l'autre au-dessus du neuromère, de sorte que finalement les deux sacs cœlomiques d'un même métamère confluent pour ne former qu'un compartiment impair. Chacun de ces compartiments est formé par la somatopleure (en position ventrale et accolée aux initiales nerveuses) et par la splanchnopleure en position dorsale.



FIG. 1. — Coupe transversale intéressant la partie hypodermique d'un embryon de *Dolomedes* à la phase des ébauches. (Duboscq-Brasil, trioxyhém. ferrique, vert Lumière ; $\times 800$.)

Nb., neuroblastes ; Smt. pl., somatopleure ; Spl. pl., splanchnopleure ; Vit., vitellus ; Vit. Ph., vitellophage.

ASPECT DES CELLULES.

Les cellules de la somatopleure sont petites, pauvres en cytoplasme, fusiformes, à noyau arrondi. Elles ne forment qu'une seule couche qui s'accrole étroitement avec la couche supérieure des initiales nerveuses. L'intrication de ces deux tissus est poussée parfois si loin que l'on ne peut distinguer les cellules mésodermiques des cellules ectodermiques.

Les cellules de la splanchnopleure ont les mêmes caractéristiques, mais sont d'une taille légèrement supérieure. Leur cytoplasme est abondant. Avant l'inversion, on ne les voit jamais en contact direct avec les initiales nerveuses. Elles limitent les particules vitellines (fig. 1).

Certaines cellules de la splanchnopleure sont bourrées de réserves vitellines. Ces enclaves prennent un aspect craquelé caractéristique et se désagrègent en prenant un faciès strié, que nous n'avons jamais rencontré au niveau des vitellophages. Cet aspect montre que les enclaves vitellines sont digérées (fig. 2).

Les vitellophages ont, comme l'a déjà montré I. MORIN (1888), une origine beaucoup plus précoce (1). Ils se forment avant que commence la segmentation et pénètrent dans la masse vitelline, où on les rencontre pendant toute la vie embryonnaire. On les voit capturer et digérer des particules de vitellus en les entourant de leur cytoplasme. Ils sont certainement doués de mouvements amiboïdes.

Le rôle nourricier que nous attribuons aux cellules splanchniques avait jusqu'ici échappé aux embryologistes. Pourtant cette fonction ne doit pas nous étonner, E. VOLLMER (1912) ayant déjà consigné des observations similaires chez des embryons de *Daphnia* (Crustacé, Entomostracé) et démontré, pour la première fois, le rôle absorbant de certaines cellules du coelome.



FIG. 2. — Cellules de la splanchnopleure (*Spt. pl.*) et vitellophages (*Vit. Ph.*) chez un embryon de *Dolomedes fimbriatus*; remarquer les bâtonnets de vitellus (*Vit.*) absorbés par les cellules de la splanchnopleure. (Duboscq-Brasil, trioxyhém. ferrique, vert Lumière; $\times 2\ 000$).

Après l'inversion, les cellules de la splanchnopleure et de la somatopleure ont une destinée intéressante. Ce sont spécialement les cellules du compartiment ventral qui ont retenu toute notre attention. La somatopleure est repoussée vers l'intérieur de l'ébauche ganglionnaire. En fait, cette incorporation passive provient de la prolifération incessante des neuroblastes. Les cellules ainsi capturées ne pénètrent jamais très loin à l'intérieur du ganglion et restent à la périphérie. Ces cellules donnent le neurilemme dorsal du ganglion. Nous verrons à propos du neurilemme que son origine est très complexe.

L'ancienne somatopleure (du moins en partie) y joue un rôle important.

Bien que nous n'ayons aucune preuve formelle de l'incorporation par le ganglion de cellules de la splanchnopleure (au niveau des compartiments ventraux tout au moins), celle-ci paraît probable. Les cellules ainsi incorporées donneraient certaines cellules gliales. Une grande partie des cellules de la splanchnopleure du compartiment ventral reste en dehors du ganglion. Elles donnent les initiales du tissu endocrine de J. MILLOT et des néphrocytes. Nous reviendrons en temps utile sur ces tissus.

A la dernière phase du développement du système nerveux, nous assistons au décollement de l'assise des neuroblastes de l'hypoderme ventral. L'hypoderme prend alors son aspect syncytial caractéristique et perd toute liaison avec le ganglion. Ceci se passe au moment de l'éclosion chez la Dolomède. Le processus de séparation est peu compliqué : c'est une

(1) Rappelons que les vitellophages s'isolent très tôt à partir du blastoderme.

simple délamination. C'est à ce moment que l'on peut observer les initiales de certaines cellules neurosécrétrices (R. LEGENDRE, 1956, a). Il s'agit de deux paquets de cellules ectodermiques, riches en cytoplasme, qui sont arrachés en dernier lieu de l'hypoderme et sont incorporés à la face ventrale de chaque ganglion. La structure de ces cellules permet de les reconnaître au milieu des neuroblastes qui les entourent. La genèse de ces îlots de cellules neuro-sécrétrices explique leur métamérie (fig. 3) (R. LEGENDRE, 1956, b).

Ectoderme et couche limitante des neuroblastes concourent à la formation du neurilemme ventral du ganglion.

III. — La formation des ganglions.

Le mécanisme de la formation des ganglions a été étudié chez de nombreux Arthropodes, les Arachnides mis à part. Il convient de distinguer deux modes de formation des masses nerveuses ganglionnaires : soit que les neuroblastes prolifèrent à partir d'organes spécialisés (organes ventraux), soit que les initiales nerveuses proviennent tout simplement de l'hypoderme sous-jacent.

On sait que l'embryon d'Onychophore présente de véritables centres de formation des neurones (J. V. KENNEL, 1885). Ces centres élaborent les cellules nerveuses qui s'intègrent ensuite dans la masse nerveuse (O. DUBOSCQ, 1920). Ces organes ventraux métamériques existent chez de nombreux Arthropodes : Pycnogonides (V. DOGIEL, 1913), Symphyles (O. W. TIEGS, 1940), Pauropodes (O. W. TIEGS, 1947). Ils manquent chez les Insectes, où jusqu'ici rien de semblable n'a été signalé. Ils manquent aussi chez les Araignées, où nous n'avons rien rencontré qui puisse être assimilé à un organe ventral. A ce point de vue, le tissu nerveux de l'Insecte et celui de l'Araignée ont un mode de formation analogue. C'est pourquoi ce qui a été acquis pour l'un peut être considéré comme valable pour l'autre.

1. — APERÇU HISTORIQUE.

C'est H. VIALLANES (1893) qui étudie le premier, avec un soin tout particulier, le mécanisme de la formation des ganglions chez les Insectes. Il remarque qu'à partir de l'ectoderme embryonnaire une couche de cellules de grande taille prolifère vers l'intérieur : ce sont les cellules gangliogènes qui vont engendrer, par mitose, les cellules ganglionnaires, incapables de se diviser. W. M. WHEELER (1891-1893) reprend ces



FIG. 3. — Apparition des initiales des cellules neurosécrétrices du type A (*I. Cell. ns.*) chez un embryon de Dolo-mède âgé de dix-sept jours (face ventrale d'un ganglion prosomatique) ; ces initiales se reconnaissent parfaitement dans la couche des neuroblastes indifférenciés (*Nb.*), elles gardent une structure cellulaire ; l'hypoderme (*Hy*) est déjà séparé de la couche neuroblastique. (Flemming, Hém. ferrigue, vert Lumière ; $\times 800$.)

données et établit un schéma, devenu classique, de la formation de ces ganglions et dont voici l'essentiel :

« La partie supérieure de l'ébauche ganglionnaire est occupée par de larges cellules : les neuroblastes, qui, par de nombreuses divisions, engendrent les cellules de l'écorce ganglionnaire ou neurones. Ces derniers, surplombés par les neuroblastes, bourgeonnent un neurite qui s'insinue entre les neuroblastes pour aller former la neuropile ou substance ponctuée. Quelques neuroblastes persistent très longtemps au cours de la vie post-embryonnaire et imaginale. »

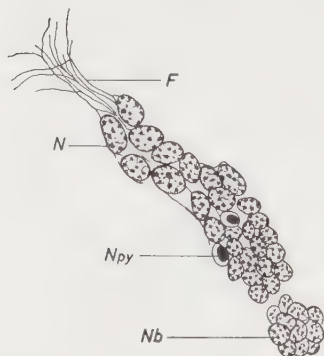


FIG. 4. — Coupe semi-schématique à travers la zone de prolifération des neuroblastes (ganglion des pédipalpes d'une jeune prélarve de Dolomède. (Trioxyhém., vert Lumière ; $\times 800$.)

Les neuroblastes ventraux (*Nb*) se différencient lentement en neurones, les gros noyaux du haut appartiennent déjà à des neurones complets (*N*), présentant des ramifications (*F*), celles-ci pénètrent déjà dans le neuropile embryonnaire. Dans la zone de croissance des neuroblastes, on remarque quelques noyaux pycnotiques (*Npy*).

dans ce massif de cellules en pleine prolifération la présence de noyaux pycnotiques.

L'augmentation de taille du neuropile est vraiment surprenante, et, si l'on sait que cette zone n'est formée que par les ramifications des neurones sous-jacents, l'on est en droit de se demander d'où ceux-ci puisent l'énergie nécessaire pour entretenir leurs ramifications. Un examen de la zone limitrophe entre le neuropile et les neurones nous révèle la présence de nombreux noyaux aberrants. Leur chromatine est peu colorable, peu riche, de nombreux grains de substance nucléaire se rencontrent épars dans les tissus avoisinants. On a vraiment l'impression que ces organites se dissolvent dans les masses de tissus qui les entourent. Nous interprétons ces images comme appartenant à ces cellules ganglionnaires

2. — OBSERVATIONS PERSONNELLES.

Nous n'avons trouvé chez les embryons de Dolomède ni organes ventraux, ni couches de neuroblastes surplombant l'écorce ganglionnaire. Bien au contraire, les neuroblastes que nous avons observés se trouvaient au contact immédiat de l'hypoderme et étaient surmontés par des neurones (fig. 4). Nous avons toujours pu constater une continuité totale entre l'hypoderme et les cellules ganglionnaires, et ceci par l'intermédiaire des neuroblastes (fig. 5). Nous n'avons, pour ainsi dire, jamais rencontré de cellules gangliogènes à proximité du neuropile, mais toujours des neurones à noyaux plus volumineux que ceux des neuroblastes. Nous notons



FIG. 5. — Coupe à travers un bourrelet neuroblastique droit en continuation avec l'hypoderme; remarquer la mitose d'un neuroblaste. Embryon de Dolomède. (Duboscq-Brasil; trioxyhém. ferrique ; $\times 800$.)

en plein dépérissement. Les raisons de l'étouffement de ces cellules sont faciles à comprendre : entourés par les ramifications nerveuses en pleine poussée de croissance, éloignés de toute source d'énergie (réserves vitellines, périphérie du corps où se font les échanges respiratoires), ces neurones ralentissent leur métabolisme et périssent.

On assiste, en réalité, à une véritable lutte anarchique entre les éléments formateurs d'un même tissu. Ch. PEREZ (1902) avait d'ailleurs déjà attiré l'attention sur cet aspect de l'organogénèse lors de son étude sur la métamorphose des Insectes. Le résultat de cette lutte sera le ganglion définitif. Il est normal qu'il y ait des déchets : ce sont précisément les noyaux pycnotiques et ces débris cellulaires que nous avons signalés. Tous les auteurs qui ont étudié l'histogénèse des centres nerveux chez les Insectes (par exemple, J. SANCHEZ Y SANCHEZ, 1923) soulignent la présence constante et concomitante de phénomènes histogénétiques et histolytiques.

3. — CONCLUSIONS.

D'après ce que l'on constate chez l'embryon d'Araignée, histogénèse et histolyse vont de pair au cours de l'élaboration du système nerveux. Les neuroblastes prolifèrent d'une manière incessante à partir de la région hypodermique en direction du neuropile. Nous n'avons pas pu observer, comme l'a fait W. M. WHEELER chez les embryons d'Orthoptères, la présence de neuroblastes entre le neuropile et les neurones. Nous croyons même que cet auteur a confondu neuroblastes et grands neurocytes, car la position qu'il assigne aux neuroblastes nous paraît étrange pour les raisons suivantes :

— La zone externe du ganglion est proche des enveloppes embryonnaires, au niveau desquelles se font les échanges respiratoires. Or, un tissu en pleine prolifération consomme plus d'oxygène qu'un tissu au repos. Il est donc normal d'y rencontrer des neuroblastes à métabolisme élevé, puisqu'ils élaborent leurs ramifications pour devenir des neurones.

— L'absence de vitellus au niveau du système nerveux renforce cette manière de voir. Les organes internes (comme les muscles) sont toujours élaborés à proximité de réserves vitellines.

— La comparaison de coupes transversales de divers Arthropodes montre toujours une nette localisation de l'écorce ganglionnaire vers la périphérie (= vers l'hypoderme). Ceci correspond à la position des neuroblastes et à leur sens de prolifération. En effet, si le point de départ des proliférations ganglionnaires se situait au centre des masses nerveuses, il y aurait tout lieu de croire que les cellules ganglionnaires se répartiraient aussi bien sur la face dorsale que sur la face ventrale du ganglion.

IV. — Division des neuroblastes.

La division active des neuroblastes assure la production de neurones en nombre suffisant. Il nous a paru intéressant d'étudier le mécanisme de cette division. Celle-ci est banale et ne fait pas intervenir de processus compliqués.

1° *Aspect des neuroblastes* (fig. 6). — Les neuroblastes sont des cellules indifférenciées et, de ce fait, fort peu différentes des initiales ectodermiques. Le noyau est dépourvu de nucléole et présente une chromatine poussiéreuse. Autant que l'on puisse en juger, les neuroblastes sont groupés en syncytium. Nous n'avons, en effet, jamais rencontré de membrane enveloppant leur cytoplasme. Comme il faut s'y attendre, le rapport nucléo-plasmatique est très grand.



FIG. 6. — Neuroblastes indifférenciés de la couche neuroblastique, les noyaux forment encore un syncytium. (Flemming, Hém. ferrique de Regaud : $\times 2\ 000$; *Dolomedes fimbriatus*.)

2° *Division des neuroblastes*. — Nous avons tout d'abord pensé que la division des neuroblastes s'effectuait essentiellement par amitose. Nous avons, en effet, remarqué des images curieuses qui ne semblaient pas entrer dans le schéma d'une mitose classique. Cette éventualité n'était pas illogique ; J. MILLOT (1926) souligne l'importance de la division directe des noyaux chez les Aranéides : « *Plusieurs organes (tubes de Malpighi, tissu interstitiel, etc.) qui subissent un accroissement et sont le siège d'une usure considérable au cours de la vie ne présentent jamais de figures de karyokinèse, mais des images d'amitose très démonstratives.* »

Nous avons cependant rencontré des figures typiques de mitose au niveau de l'épithélium sécréteur des glandes à venin chez des nymphes en pleine mue.

Les neuroblastes se divisent typiquement par mitose. Quant à la division des neurones adultes, qui a déjà été signalée chez les Insectes (voir plus loin), nous n'en avons relevé aucune preuve chez les Araignées.

La première étape de la division des neuroblastes est la plus spectaculaire : la chromatine nucléaire se pelotonne en une masse dense et compacte, sans structure décelable par nos techniques (Flemming, hématoxyline ferrique, réaction nucléale de FEULGEN). A première vue, ces images pourraient laisser penser à des figures de pycnose. Pourtant, nous avons pu voir à l'équateur de ces masses deux centrioles qui ne laissaient aucun doute sur la nature prophasique de ces images cytologiques. Nous avons été tenté d'attribuer le gonflement de la chromatine à l'action du fixateur, mais des pièces fixées par d'autres liquides fort

différents (Bouin, Duboscq-Brasil, Helly) nous ont toujours donné des figures analogues.

La *seconde étape* correspondrait à la période intermédiaire entre le premier stade et la plaque équatoriale. Nous ne l'avons observée que rarement, car son déroulement doit être rapide : la membrane nucléaire a disparu et lentement les centrioles émigrent vers les pôles, la masse de chromatine se fragmente et prend un aspect « torturé » ; une fissure de la masse est visible, les chromosomes n'apparaissent pas nettement.

Le stade de la *plaque équatoriale* est diffus : une masse de chromosomes se trouve au centre, les fuseaux sont apparus, les centrioles se trouvent près de la membrane. Ce stade est extrêmement rare.

Malgré nos tentatives répétées, nous n'avons pu déceler avec netteté une ascension anaphasique. Par contre, les télophases se rencontrent très fréquemment, et il est fondé d'admettre que ce stade a certainement une très grande durée dans le temps (1). Les chromosomes forment une véritable coupole entourant les centrioles, les fuseaux persistent un long moment, puis finissent par s'étrangler à l'équateur pour finalement disparaître ; les centrioles se dédoublent.

Nous avons vainement essayé de décompter le nombre des chromosomes sans parvenir à un résultat positif. Nous l'estimons néanmoins à trente ou quarante, sans oser être trop affirmatif sur ce point.

3° *Conclusion*. — Cette description peut paraître sommaire. Pourtant nous avons tenté l'impossible pour tout voir. Seuls ces quelques stades ont pu être observés. Ils suffisent cependant pour prouver la division indirecte des neuroblastes. Bien entendu, nous soulignons que ce groupe de cellules ne forme certainement pas un matériel intéressant pour l'étude de la caryocinèse.

V. — Élaboration du neurone.

Le neuroblaste se transforme en un neurone complet. C'est cette transformation que nous allons suivre. Elle conduit d'une cellule indifférenciée à une cellule hautement spécialisée : la cellule ganglionnaire. Les différentes étapes de cette transformation rappellent celles qui ont été décrites chez les Vertébrés par His (2).

Nous partirons des neuroblastes qui se rencontrent au niveau de l'hypoderme. Ceux-ci sont difficiles à distinguer des cellules ectodermiques, et seule leur situation permet de leur assigner une destinée différente. Les divisions actives des neuroblastes les amènent jusqu'à un stade où ils sont groupés par quatre dans un cytoplasme commun. C'est à partir de ce stade syncytial de tétrade que s'élaborent les neurones.

(1) Il se peut que les agents fixateurs bloquent les mitoses à ce stade.

(2) Voir R. COLLIN, *L'Organisation nerveuse*.

Un alignement des noyaux du même syncytium forme le prélude à la genèse du neurone : il se forme des travées de noyaux plus ou moins longues suivant qu'elles ont pour origine une ou plusieurs tétrades. Ces travées sont toujours perpendiculaires à l'hypoderme. Le cytoplasme commun s'agglutine autour des différents noyaux ; un cloisonnement s'annonce qui amorce la phase cellulaire. Par suite de l'étroitesse de la travée, ces neuroblastes prennent un aspect piriforme caractéristique ; le noyau, rond au départ, devient ovale et la mince pellicule de cytoplasme périnucléaire prend un aspect fusiforme. L'allongement bipolaire typique des neurones s'annonce déjà (fig. 7).



FIG. 7. — Stade du neuroblaste primaire de His, le neurite se développe (vers le haut de la figure); vers le bas, ébauche du dendrite (comme fig. 6).

Bientôt le pôle interne du fuseau cellulaire bourgeonne un prolongement centripète : c'est l'ébauche du neurite. Ce stade correspond au stade dit « neuroblaste unipolaire de His » chez les Vertébrés. Le premier prolongement bourgeonné est toujours à direction centripète, jamais centrifuge. Les raisons de cette polarité ne sont pas encore connues. Des faits identiques ont été signalés chez les Vertébrés où, tour à tour, RAMON Y CAJAL (1892), STRASSER (1896), KAPPERS (1921) et CHILD (1921) (cités d'après R. M. MAY, 1945) ont tenté, avec plus ou moins de bonheur, de donner une explication de ce phénomène.

Dès le début de la différenciation apparaissent de nombreuses neurofibrilles dans le cytoplasme du neurone. Celles-ci pénètrent jusqu'à l'intérieur de l'ébauche du neurite.

Lorsque le premier prolongement a atteint une vingtaine de microns de longueur, un second prolongement bourgeonne au pôle opposé de la cellule, on peut le considérer comme une ramification dendritique. La jeune cellule nerveuse atteint de ce fait le stade du « neuroblaste bipolaire de His ». Ce second prolongement n'atteint jamais une taille considérable (10 microns au maximum).

Revenons au neurite. Celui-ci s'allonge en cheminant entre les massifs de neurones pour atteindre bientôt le neuropile où sa trace se perd dans l'enchevêtrement des fibres. Cette rapide progression laisse prévoir l'existence d'un cône de croissance que nous n'avons pas pu mettre en évidence (malgré nos essais répétés d'imprégnation au chromate d'argent).

Lorsque l'extrémité axonique a pénétré dans le neuropile, on constate une remontée du corps cellulaire vers celui-ci. Cette remontée doit être passive, le neurone étant poussé par l'incessante prolifération des couches neuroblastiques sous-jacentes. L'hypothèse de la faculté qu'auraient ces cellules embryonnaires de se déplacer par mouvement amiboïde n'est pas à rejeter. De nombreux neurologistes (principalement ceux de l'école madrilène) l'ont invoquée, mais aucune de nos observations ne permet de la confirmer.

L'élaboration du neurone ne se termine pas à ce stade. En effet, on ne

rencontre aucun neurone bipolaire dans le système nerveux central de l'adulte (fig. 8). Celui-ci est essentiellement formé par des neurones unipolaires.

C'est la transformation d'un neurone bipolaire en un neurone unipolaire que nous allons décrire.

Les neuroblastes bipolaires se rencontrent toujours chez les jeunes stades, juste à la limite entre l'écorce ganglionnaire et le neuropile. Nous n'en avons jamais rencontré dans les couches situées en dessous de cette zone. Au stade bipolaire typique, le prolongement axonique et le prolongement dendritique sont sur une même ligne. On assiste bientôt à une remontée de la ramification dendritique jusqu'à la hauteur du corps de neurone. Il semble bien que le dendrite soit, en fait, entraîné dans son ascension par les prolongements d'autres cellules, qui effectuent, pour les raisons citées plus haut, une remontée vers le neuropile. Bientôt le dendrite s'accôle au prolongement axonique et le suit dans le neuropile. Le neurone se transforme ainsi en un neurone unipolaire.

Nous ne voulons point affirmer que toutes les cellules nerveuses unipolaires des Araignées adultes dérivent de cellules bipolaires à l'origine, car il est vraisemblable que certains neurones soient d'emblée unipolaires. Nous ne pouvons cependant pas préciser lesquels.

Comme nous l'avons signalé plus haut, les processus d'histolyse au niveau de cette zone de formation des neurones sont importants. Il semble bien que les différenciations cellulaires, comme les fibres nerveuses, persistent sans présenter de transformations notoires, alors que le corps de neurone dégénère. Il est logique de penser que l'appareil nerveux de ces cellules est dorénavant colonisé par d'autres éléments sous-jacents.

L'élaboration des neurones a une durée relativement courte ; nous ne pouvons l'évaluer, mais la grande rapidité de la multiplication des neuroblastes laisse penser que l'histogénèse du système nerveux se déroule rapidement. Celle-ci s'effectue essentiellement pendant la phase prélarvaire, avec un maximum d'activité peu avant la première mue intrachorionale (dix-neuvième jour du développement chez la *Dolomède*).

Elle persiste pendant toute la phase larvaire ; les dernières figures de mitose se rencontrent à la fin de cette phase.

Comme nous le verrons plus loin, il n'est pas exclu de penser que le système nerveux s'adjoint de nouveaux éléments au cours de la vie libre. L'exemple de l'organe antérieur des *Salticidæ* est remarquable à ce point de vue.



FIG. 8. — Neurone bipolaire observé dans l'ébauche optique d'une larve (comme fig. 7).

VI. — Historique et conclusions.

Nous n'avons jamais rencontré chez les Araignées ayant passé la période larvaire des divisions de neurones. Il nous semble même peu probable que des neuroblastes persistent chez l'adulte. Pourtant, dans le groupe voisin des Insectes, divers auteurs ont signalé de nombreux cas de mitose de neurones chez des nymphes. Ce sont ces travaux que nous allons rapidement commenter.

H. VIALLANES (1893) considère comme vraisemblable la persistance de neuroblastes indifférenciés chez les larves d'Insectes. Ces cellules prendraient une part active à l'élaboration de nouveaux centres. Ces vues ont été depuis lors entièrement confirmées.

J. VAN REES (1888) (1) signale avec précision des divisions mitotiques dans l'écorce ganglionnaire du cerveau des Coléoptères.

A. BINET (1894) observe la présence de figures de mitose et d'amitose dans les ganglions cérébroïdes de Coléoptères en pleine métamorphose.

J. ANGLAS (1902) croit à une division de neuroblastes persistant dans le système nerveux des Hyménoptères.

Ch. PEREZ (1902), après avoir étudié avec beaucoup de soin la métamorphose des Fourmis, s'oppose à toute division de neurones ou de neuroblastes et explique l'augmentation de taille du cerveau chez ces animaux par une augmentation de taille des éléments préexistants.

V. BAUER (1903) constate en étudiant le développement de *Culex* que « de grosses cellules vraisemblablement neuroblastiques » se divisent par mitose et engendrent des cellules ganglionnaires au moment de la métamorphose.

F. HENNEGUY (1904) affirme, après de nombreuses études histologiques chez différents ordres d'Insectes (Diptères et Hyménoptères), que les cellules en division ne sont pas des cellules neuroblastiques, mais de véritables neurones.

G. SOROKINA-AGAFANOVA (1924) étudie le comportement du système nerveux périphérique de *Tenebrio molitor* (Coléoptère) pendant la métamorphose. Les conclusions de ce travail sont surprenantes : les corps de neurones périphériques s'enrichiraient en noyaux jusqu'à en posséder six, puis, lors de la métamorphose, se pulvériseraient en autant de cellules filles. L'auteur ne décrit pas le phénomène de la division qui se ferait par simple clivage.

Ce sont les travaux de J. SANCHEZ Y SANCHEZ (1923-1925) qui amènent le plus de précision sur ce point. Ils nous donnent une excellente description du mécanisme de la mitose et de l'histolysse précédant la phase mitotique. Il y aurait intervention de véritables neurophagocytes. Les études ont porté sur trois genres : *Apis* (Hyménoptère), *Pieris* et *Sericaria* (Lépidoptères).

Plus récemment, P. DEBAISIEUX (à partir de 1949) reprend la question de la division du neurone et de l'intégration du système nerveux chez divers Crustacés.

Les conclusions que nous pouvons tirer de ce rapide aperçu se réduisent à peu de chose. Il semble bien que chez les Insectes la remarque de H. VIALLANES soit exacte : il y aurait persistance de neuroblastes indifférenciés jusqu'à la phase adulte. Pourtant les descriptions et figurations de mitoses que l'on rencontre chez A. BINET, V. BAUER, F. HENNEGUY et surtout chez J. SANCHEZ Y SANCHEZ ont été faites chez les Holométaboles en pleine crise de métamorphose (Hyménoptères, Diptères, Coléoptères). Il

(1) Cité d'après F. HENNEGUY (1904).

semble bien que cette courte période, où l'animal est en passe de devenir adulte, ait une importance particulière que P. DEBAISIEUX souligne de son côté chez certains Crustacés (*Apus* et *Chirocephalus*). La remarque de Ch. PEREZ nous surprend, car il n'y a aucune raison valable pour que les Fourmis fassent exception à cette règle. Quant aux observations de G. SOROKINA-AGAFANOVA, elles doivent être accueillies avec prudence et circonspection. Quel enseignement peut-on tirer des résultats précités après comparaisons avec nos propres données aranéologiques ? Si nous bornons nos comparaisons aux seuls Insectes (incontestablement les plus étudiés sous cet angle), nous arrivons à des conclusions intéressantes.

Un point nous paraît important : c'est l'époque pendant laquelle les dernières mitoses sont observées. Chez les Insectes holométaboles, elle se situe avant ou pendant la métamorphose, c'est-à-dire juste avant la phase imaginale. Chez les Araignées, l'arrêt des mitoses coïncide juste avec l'apparition de la phase nymphaire. Une nymphe d'Araignée possédera donc un équipement nerveux complet qui ne changera plus jusqu'à la fin de sa vie. Chez l'Insecte holométabole, seule la courte période de vie adulte possède un système nerveux complet.

Au point de vue éthologique, tous les zoologistes ayant étudié la biologie des Aranéides s'accordent pour leur accorder un « psychisme » élevé. Il suffit d'ailleurs d'observer la construction d'une toile d'Épeire ou d'élever des Dolomèdes pour confirmer ce fait. Si l'on met de côté des Insectes sociaux, où des phénomènes complexes et encore mal connus semblent régir leur comportement, on peut dire que la comparaison psychique entre l'Araignée et l'Insecte est plutôt en faveur de la première nommée. La durée de vie totale du système nerveux global n'aurait-elle pas une influence de cause à effet sur cet état de fait ? L'Araignée aborde relativement jeune la vie libre avec un appareil nerveux terminé (architecturalement bien entendu, l'augmentation de taille des centres nerveux se faisant par augmentation de taille des composants); l'Insecte, tardivement et pour une durée assez limitée.

La rapidité avec laquelle se forme le système nerveux des Araignées, comparée à la lenteur d'élaboration de celui-ci chez de nombreux groupes d'Insectes, nous montre, une fois de plus, le profond fossé qui sépare le plan d'organisation des Aranéides de celui des Insectes. Paléontologiquement, les Arachnides semblent plus anciens que les Insectes. Les premiers, au cours d'une longue évolution dans le temps, ont réussi à condenser le développement de leur système nerveux. Les Insectes holométaboles, plus récents, n'y sont pas encore parvenus.

CHAPITRE IV

LES COMPOSANTS DU SYSTÈME NERVEUX CENTRAL

Les composants histologiques du système nerveux des Araignées sont fort mal connus. Parmi les auteurs qui se sont penchés sur la question, il convient de citer G. SAINT-RÉMY (1887) et surtout B. HANSTRÖM (1919, 1928). Or, si les données du premier auteur sont périmées, les données du second nous ont paru incomplètes. C'est ce qui nous a incité à reprendre cette étude. Nous nous sommes placé à un point de vue qui peut surprendre le cytologiste. En effet, nous ne sommes pas entré dans des détails structuraux de la cytologie des neurones, mais nous avons surtout essayé de saisir l'histoire morphogénétique de chaque groupe de tissus et, de ce fait, nous avons été obligé de classer les catégories de cellules que nous rencontrions.

Nos observations histologiques concernent les Araignées adultes. Nous n'avons cependant pas négligé d'observer des individus immatures, ce qui nous a amené à constater l'identité histologique existant entre le tissu nerveux des nymphes et celui des adultes, la différence relative de taille s'expliquant par un accroissement des cellules préexistantes.

Embryologiquement, les cellules formant le système nerveux ne proviennent pas toutes du même feuillet et, suivant leur origine et leur fonction, peuvent être classées en deux groupes :

1° Cellules dérivées du feuillet ectodermique et qui donneront les véritables cellules nerveuses ;

2° Cellules dérivées soit de l'ectoderme, soit du mésoderme et qui formeront les cellules satellites du système nerveux (tissu glial, etc.). Ces cellules ne transmettent jamais l'influx nerveux.

Nous placerons à part les cellules nerveuses sympathiques des organes de Schneider à fonction endocrine prépondérante ; par ailleurs, nous n'étudierons pas certaines cellules sensorielles périphériques (cellules gustatives, olfactives, etc.) formées certainement par induction secondaire.

I. — COMPOSANTS « NEURONIQUES » DU SYSTÈME NERVEUX CENTRAL

Le rôle physiologique essentiel du système nerveux est de percevoir et de transmettre des excitations. Celles-ci peuvent provenir de l'extérieur ; dans ce cas, ce sont des cellules sensorielles et leurs fibres qui les

perçoivent et les transmettent. Si ces excitations sont d'origine interne, ce sont alors les composants moteurs qui entrent en action. Enfin, les centres nerveux supérieurs coordonnent et règlent ces différentes impulsions. Histologiquement, les cellules qui assument ces fonctions sont les cellules ganglionnaires (= neurones, = neurocytes). Mises à part les cellules sensorielles périphériques (dont l'origine est encore obscure), toutes ces cellules passent initialement par un stade neuroblastique indifférencié et sont uniformément d'origine ectodermique.

1. — CELLULES GANGLIONNAIRES.

Historique. — Dans son travail fondamental sur le cerveau des Araignées, G. SAINT-RÉMY (1887) reconnaît deux types de cellules ganglionnaires : tout d'abord des éléments riches en cytoplasme et de grande taille (= cellules ganglionnaires s. str.), puis des éléments de tailles réduites formés principalement par un noyau (= cellules chromatiques). Ce dernier type avait déjà été décrit par M. J. DIETL (1876) chez les Insectes.

L'observation cytologique des composants du système nerveux de nombreuses familles d'Araignées nous amène à modifier légèrement cette classification. Nous distinguons trois types d'éléments différents que nous nommons : grands, moyens et petits neurocytes, la taille formant le critère de comparaison de ces cellules.

Tous ces neurocytes sont du type unipolaire (= monaxone). Physiologiquement, ils peuvent être soit sensitifs, soit moteurs, soit d'association. Le corps de neurone est toujours situé dans l'écorce ganglionnaire, alors que les prolongements forment soit le neuropile, soit le nerf.

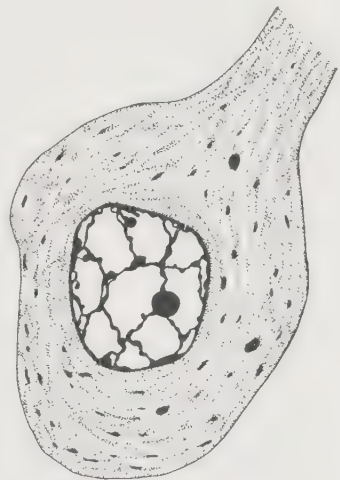


FIG. 9. — Un grand neurocyte du ganglion des pédipalpes de *Tegenaria atrica*. (Flemming, hém. ferrique de Regaud ; $\times 1\,500$.)

a. **Grands neurocytes** (fig. 9). — Ce type de neurone correspond en partie aux cellules ganglionnaires de G. SAINT-RÉMY ; c'est leur origine embryologique qui va permettre de les distinguer des autres éléments (taille mise à part, bien entendu).

Le corps de neurone est relativement volumineux (d'où leur nom). Le rapport nucléo-plasmatique est toujours plus petit que l'unité (taille : $50\,\mu$ et plus).

Origine embryologique. — Chez *Dolomedes fimbriatus*, la séparation entre les neuroblastes et la paroi ventrale hypodermique se situe vers les dix-

huitième et vingtième jours de la vie embryonnaire. Les mitoses se font plus rares et les neuroblastes se transforment activement en neurones. Les dernières couches de neuroblastes qui se séparent de l'hypoderme accomplissent cette séparation en un temps relativement long que l'on peut estimer à vingt-quatre heures environ. Ce temps est considérable si l'on pense à la durée totale de vingt et un jours du développement embryonnaire. Ces derniers neuroblastes ont un aspect caractéristique : leurs noyaux sont clairs et la masse cytoplasmique commune est relativement grande comparée à celle entourant les neuroblastes formés antérieurement. Ces derniers neuroblastes entraînent quelques cellules à potentialités ectodermiques qui donneront le neurilemme ventral ; d'autres cellules pénètrent, en les accompagnant, à l'intérieur de l'ébauche du ganglion, ce sont les initiales des cellules neurosécrétrices du type A, reconnaissables à leur membrane (fig. 3). La lenteur d'élaboration de ce groupe de neurones semble influencer sur leur taille définitive. Nous verrons que les petits neurocytes se forment très rapidement et que, chez eux aussi, on ne peut nier un rapport direct entre la vitesse de formation et leur taille.

Les grands neurocytes se rencontrent, chez l'adulte, à la face ventrale des ganglions sous-cesophagiens, seul le ganglion chélicérien n'en présente point ; nous sommes persuadé que la rapidité de formation de ce ganglion, et son déplacement, sont responsables de ce manque de grands neurocytes.

La partie médiane de chaque ganglion se libère en dernier de l'ébauche hypodermique, le temps d'élaboration est donc à cet endroit le plus élevé. Or, nous trouvons précisément, de part et d'autre d'une ligne médiane, des neurones géants chez l'adulte. Nous n'avons aucune donnée précise sur la valeur de cette zone médiane. Peut-être s'agit-il de traces d'un organe ventral ? Rien ne nous permet de l'affirmer.

Le *noyau* est typiquement celui d'une cellule nerveuse : il est pauvre en chromatine, localisée en fines granulations à la périphérie ; un volumineux nucléole est toujours présent. La membrane nucléaire est toujours parfaitement nette, surtout après l'emploi de fixateurs osmiés.

Le *cytoplasme* est extrêmement dense et ne présente jamais de vacuoles ; par contre, il présente de nombreux neurosomes légèrement allongés, entourant concentriquement le noyau, et facilement mis en évidence par la fuchsine d'Altmann. Ces lignes concentriques formées par les neurosomes se superposent à un réseau très dense de neurofibrilles qui entoure étroitement le noyau. La densité de ces fibrilles décroît vers la périphérie du corps cellulaire, où, chose curieuse, le nombre de neurosomes augmente. Neurosomes et fibrilles se rencontrent dans le neurite. La membrane cellulaire n'apparaît jamais avec netteté, même après l'utilisation des techniques d'imprégnation argentique (fig. 12).

Le *neurite* peut être très long. Il se divise rapidement en deux prolongements. Malgré tout le soin apporté à nos techniques d'imprégnation argentique (méthode de BIELCHOWSKI), nous n'avons jamais pu suivre avec certitude un prolongement jusqu'à ses ultimes ramifications.

Localisation et fonction. — Ces neurocytes tapissent la face ventrale des ganglions sous-œsophagiens, principalement à la partie antérieure de chaque ganglion. Ils semblent d'ailleurs participer pour une grande part à l'élaboration des fibres nerveuses segmentaires allant innerver l'appendice : ce serait plutôt des neurones moteurs que des neurones sensitifs ; peut-être ont-ils un rôle associateur. Il serait pourtant prématuré de vouloir résoudre cette question sans de plus stricts contrôles. Nous n'avons pas rencontré de neurones que l'on pourrait qualifier de « grands neurocytes » au niveau du syncérébron. Par contre, dans la *cauda equina* (ganglions abdominaux), on les rencontre curieusement accolés deux par deux contre la paroi médiane. Leur nombre et leur disposition ne correspondent pas à la segmentation métamérique de cette partie, et leur emplacement ne trahit pas obligatoirement la situation d'un neuromère.

Neurones géants. — Leur origine permet de les rattacher au groupe des grands neurocytes. Ils sont situés métamériquement à la face ventrale de chaque ganglion sous-œsophagien, par petits îlots de deux ou trois, placés de part et d'autre de la ligne médiane ventrale. Des préparations argentiques nous montrent que les fibres issues de ces neurones n'entrent pas dans la composition des nerfs, mais forment de longues fibres traversant toute la longueur de la masse sous-œsophagienne. Leur fonction d'association est prouvée par les nombreuses ramifications qu'elles envoient à différents groupes de neurones. Il n'existe pas de neurones géants dans le syncérébron. Ils manquent également au niveau de la *cauda equina*.



FIG. 10. — Un moyen neurocyte du ganglion chélicérien (comme fig. 9 ; $\times 2\ 000$).

b. **Moyens neurocytes** (fig. 10). — Ce sont, et de loin, les éléments les plus abondants de l'écorce ganglionnaire. Leur taille ($15-40\ \mu$) est légèrement inférieure à celle des grands neurocytes. G. SAINT-RÉMY les rapportait, sous la dénomination de cellules ganglionnaires, au groupe des grands neurocytes. Le rapport nucléo-plasmatique est toujours voisin de l'unité.

Embryologie. — Ce sont les cellules nerveuses dérivées des neuroblastes typiques.

Localisation. — Elles se rencontrent partout dans le système nerveux, dont elles forment au moins 80 p. 100 des composants cellulaires, que ce soit dans le cerveau ou au niveau des ganglions sous-œsophagiens.

Noyau. — Il est toujours volumineux, à chromatine poussiéreuse ;

un nucléole n'est pas forcément présent. La membrane nucléaire est toujours très nette.

Cytoplasme. — Il n'est pas très abondant, les neurosomes ont presque disparu ; on en trouve cependant quelques-uns sur le pourtour du noyau. Les neurofibrilles forment, par contre, un important réseau et occupent la totalité du périplasme avec une particulière densité autour du noyau ; elles passent dans le neurite.

Fonction. — Ces cellules nerveuses forment la masse du système nerveux central, et il serait vain de leur assigner une fonction de prédilection. Elles sont aussi bien motrices, sensibles qu'associatrices. Elles prennent une part très importante à la formation des nerfs.



FIG. 11. — Un petit neurocyte de la région du corps central (comme fig. 10).

c. Petits neurocytes (fig. 11). — Ces éléments, de très petite taille, ont été nommés par G. SAINT-RÉMY « cellules chromatiques ». Leur grande pauvreté en cytoplasme et l'extraordinaire richesse du noyau en chromatine justifient pleinement le terme de « noyau chromatique », créé à leur intention par M. J. DIETL. Le rapport nucléo-plasmatique de cette catégorie de neurones est toujours nettement supérieur à l'unité (taille : 10 μ).

Embryologie. — Ce sont certainement les cellules nerveuses le plus précocement formées de tout le système nerveux de l'embryon de *Dolomedes*. Elles apparaissent très tôt et leur développement est étroitement lié à celui du cerveau, ou, plus exactement, des parties les plus antérieures de celui-ci. Leur localisation chez l'adulte est très précise, on ne les rencontre que dans la région supérieure du syncérébron, au niveau du corps central. Dès le douzième jour de la vie embryonnaire, c'est-à-dire au moment de l'inversion, les initiales de ces petits neurocytes commencent à former un neuropile. Leur mode de formation est certainement très rapide, et c'est peut-être ce qui explique leur grande pauvreté en cytoplasme. Ces neurocytes sont certainement d'origine ectodermique, mais nous n'avons pas pu préciser de quelle zone exacte du lobe céphalique ils proviennent. Ils appartiennent certainement à des formations très anciennes, certainement acronales, et nous leur accordons une importance toute spéciale dans notre interprétation de la région antérieure des Aranéides.

Noyau. — Il n'est jamais nucléolé, la chromatine est extrêmement dense, la membrane nucléaire très mal visible.

Cytoplasme. — Il forme une mince pellicule autour du noyau, les neurofibrilles sont visibles, il n'y a jamais de neurosome.

Localisation et fonction. — Situées en arrière du nerf optique antérieur et au niveau des corps centraux, ces cellules nerveuses remplissent une

fonction purement associatrice. Leurs ramifications ne contribuent jamais à l'élaboration d'un nerf périphérique, leurs prolongements se regroupent, par contre, en fibres très puissantes qui pénètrent dans le cerveau. B. HANSTRÖM (1919) a décrit ces points de pénétration des fibres dans la partie supérieure du neuropile cérébral (*Einstrahlungspunkt*) (pl. IV, fig. 2). Nous tenons à remarquer que la grande majorité (si ce n'est la totalité) de ces fibres sont issues de petits neurocytes. Ce sont ces éléments qui forment, en grande partie tout au moins, les centres psychiques supérieurs.

d. **Conclusions.** — La distinction de trois types de neurocytes basée sur une différence de taille est entièrement justifiée, puisqu'elle repose sur des observations non seulement d'ordre cytologique, mais aussi sur des caractères d'ordre organogénétique. Une évolution rapide des neuroblastes entraîne la formation de petits neurocytes, alors qu'une évolution plus lente provoque celle des grands neurocytes.

Il est intéressant de noter la rapidité de formation des régions préorales par rapport à celle des régions postérieures. Cette cinétique de l'organogénèse du système nerveux central nous montre une nette différence entre le cerveau, d'une part, et les ganglions sous-œsophagiens, d'autre part. Peut-être conviendrait-il d'apporter plus d'importance phylogénétique à cette constatation que nous ne l'avons fait.

2. — CELLULES SENSORIELLES PÉRIPHÉRIQUES.

Ces cellules nerveuses se rencontrent au niveau de l'hypoderme, soit sous forme de cellules isolées (cellules sensorielles des poils et trichobothries, P. GOSSEL, 1936) dont le dendrite n'est pas ramifié, soit sous forme de quelques cellules formant amas sous un organe sensoriel (organe lyriforme). Une autre forme consiste en un bouton sensoriel sous-épidermique formé de plusieurs cellules dont les dendrites arborescents se prolongent entre les cellules hypodermiques (organe sensoriel des pédipalpes, R. LEGENDRE, 1953, *a*). Les cellules gustatives (J. MILLOT, 1936) et olfactives (R. LEGENDRE, 1956, *d*) ont une constitution toute différente. On retrouve à leur apex un axe cytoplasmique particulier en rapport avec le centrosome qui pourrait bien être homologue du dendrite, bien que l'on ne puisse être absolument certain de la valeur de cette formation (1).

Toutes ces cellules sont bipolaires et les axones se réunissent en des nerfs sensoriels plus ou moins volumineux ; parfois (organe des pédipalpes), le neurilemme entoure l'organe entier.

Cytologiquement, ces groupes de cellules présentent, chacun, une telle individualité qu'il est fort difficile d'en donner une description ca-

(1) Voir R. LEGENDRE, 1958, *d*.

ractéristique commune. Le trait le plus marquant en est certainement le caractère bipolaire, dont on ne trouve l'équivalent que dans certaines cellules du système nerveux sympathique.

En accord avec ce qui est généralement admis chez les Arthropodes (H. WEBER, 1952), il convient de voir dans ces cellules sensorielles périphériques des formations nerveuses induites secondairement.

3. — STRUCTURE DES NERFS ARANÉENS.

La coupe transversale d'un nerf important d'Araignée rappelle, par sa structure, celle du nerf composé des Vertébrés. Les nerfs volumineux (chélicérien, optique, des pattes marcheuses) sont en effet formés par l'association de faisceaux nerveux, conservant leur individualité. C'est ainsi qu'une section du nerf optique de *Tegenaria* nous montre celui-ci composé de huit fibres destinées chacune à un des huit yeux (fig. 29).

Chaque faisceau est limité par un tissu conjonctif lâche, comparable en tout point à l'endonèvre. Ce conjonctif interfasciculaire présente des lacunes dans lesquelles se rencontrent de nombreuses cellules sanguines. Son rôle trophique est donc indubitable ; un tissu périfasciculaire (que l'on pourrait comparer à de l'épinèvre) enveloppe tout cet ensemble ; il est lui-même entouré par le périnèvre qui est un prolongement du neurillemme des masses nerveuses. Les noyaux allongés du périnèvre se rencontrent çà et là, leur chromatine est dense et fortement colorable ; un fin nuage cytoplasmique granuleux constitue une sorte d'auréole autour de ce noyau. A l'intérieur des faisceaux nerveux se rencontrent, çà et là, quelques noyaux arrondis.

Chaque gros nerf est accompagné sur son parcours par un vaisseau sanguin, situé parfois sous lui (cas du nerf optique), parfois le pénétrant franchement (cas des nerfs des appendices). Des capillaires relient ces vaisseaux sanguins les uns aux autres. Il est d'ailleurs remarquable de constater que les principaux nerfs prosomatiques sont accompagnés de vaisseaux sanguins.

Nous n'avons pu démontrer clairement l'existence de *nervi nervorum*. Cependant, nous ne devons pas négliger, en ce qui concerne les pattes marcheuses, l'existence des ganglions que nous avons découverts et nommés : ganglions axillaires, et qui pourraient fort bien émettre certaines ramifications allant au périnèvre. Il est à noter que les ganglions axillaires les mieux développés sont ceux des pattes marcheuses. Or, c'est dans les pattes justement que les nerfs segmentaires sont accompagnés d'un vaisseau sanguin de fort calibre.

Les troncs nerveux se fragmentent en autant de nerfs que de faisceaux. Chacune de ces fibres secondaires est accompagnée de périnèvre ; chaque fibre, ou chaque fragment de fibre, se libère à son tour et se rend à un organe. Les fibres motrices se terminent au niveau des muscles par de magnifiques plaques motrices.

Il existe, bien entendu, des nerfs simples chez les Araignées. On les trouve essentiellement au niveau du système nerveux périphérique et du sympathique.

II. — ÉLÉMENTS « *NON NEURONIQUES* » DU SYSTÈME NERVEUX CENTRAL

Les neurones ne forment pas toute la masse du système nerveux adulte. D'autres éléments cellulaires entrent dans la composition de celui-ci. Leur importance n'en est pas moindre pour cela, et ils sont tout aussi nécessaires que les neurones. Ce sont ces composants non nerveux (au sens physiologique du terme) que nous avons qualifiés de « *non neuroniques* ».

1. — Cellules neurosécrétrices.

Des cellules neurosécrétrices (1) se rencontrent dans le système nerveux central des Aranéides (M. GABE, 1954, *b* ; R. LEGENDRE, 1954, *b*). Une étude approfondie de la neurosécrétion chez tous les Arachnides a été donnée par M. GABE (1955) ; nous y renvoyons pour toutes les données histophysiologiques. Nous avons, de notre côté, précisé en deux notes préliminaires (1956, *a* et *b*) l'origine et la distribution des cellules neurosécrétrices des Araignées.

Seul l'emploi de techniques expérimentales pourra préciser le rôle de la neurosécrétion. C'est d'ailleurs ce que nous avons entrepris, mais, à la suite de nombreuses tentatives infructueuses dues à la fragilité du matériel, nous avons abandonné tout espoir d'aboutir dans cette voie.

Il nous paraît imprudent de transposer aux Aranéides sans contrôle préalable les conclusions physiologiques obtenues expérimentalement chez d'autres Arthropodes. En admettant même l'homologie des cellules dans les divers groupes (l'origine des cellules neurosécrétrices n'est connue ni chez les Insectes, ni chez les Crustacés) (2), ceci n'implique pas forcément une identité physiologique. Inversement, même si l'action exercée est identique, on peut admettre que ces éléments sont homodynames. Ceci nous incite à une grande prudence quant aux conclusions sur la valeur physiologique de la neurosécrétion chez les Aranéides.

Nous distinguons deux groupes de cellules neurosécrétrices : celles du

(1) D'importantes mises au point sur la neurosécrétion chez les Arthropodes ont été publiées ces dernières années (Convegna sulla neurosecretione, Napoli, 1953 ; M. GABE, 1954, *a* ; B. et E. SCHARRE, 1954 ; Colloque International sur l'endocrinologie des Invertébrés, Paris, 1956). Nous y renvoyons le lecteur pour toutes les interprétations sur la valeur physiologique de la neurosécrétion, questions que nous ne pouvons aborder dans le cadre de ce travail.

(2) R. B. CLARK (1956) admet que les cellules neurosécrétrices des Annélides proviennent de cellules glandulaires hypodermiques qui ne se seraient pas transformées en neurone. Nos observations sur les Aranéides corroborent cette conception.

type A (situées à la surface de l'écorce ganglionnaire) et celles du type B, situées surtout en profondeur (1).

a. *Cellules neurosécrétrices du type A.* — Ce sont des éléments de grande taille à noyau volumineux, généralement nucléolé et présentant toujours une membrane bien visible. Leur cytoplasme trahit une activité sécrétrice cyclique : ce sont des éléments que l'on peut classiquement qualifier de neurosécréteurs.

Embryologie. — Lorsque les dernières assises ectodermiques se séparent de l'ectoderme, pour se transformer en neuroblastes, elles emmènent avec elles quelques cellules, elles aussi hypodermiques. Celles-ci sont facilement reconnaissables, leurs initiales ne passent pas par un stade neuroblastique indifférencié, mais d'emblée montrent une structure complète, ce qui les rend particulièrement reconnaissables (fig. 3). Durant la vie embryonnaire, ces cellules ne changent pas d'aspect et, pendant la phase prélarvaire, se rencontrent à la face ventrale, tout au long de l'axe antéro-postérieur du ganglion. Or, c'est précisément à cet endroit que l'on retrouve plus tard, chez l'adulte, les îlots neurosécréteurs segmentaires.

Nous tenons, cependant, à signaler une observation que nous avons faite chez des embryons de *Tegenaria* sp. : chez ceux-ci, au moment de la formation du ganglion, l'ébauche nerveuse est flanquée de cellules mésodermiques provenant de la dissociation des sacs coelomiques. Dès que les initiales neurosécrétrices sont visibles dans les couches neuroblastiques, on constate que ces cellules mésodermiques résiduelles ont partiellement disparu. Or, ces initiales se forment non loin du lieu de contact entre les neuroblastes et les cellules mésodermiques. Nous n'avons pas vu d'incorporation directe de ces éléments ou des images nous permettant d'y croire. C'est pourquoi, actuellement, nous n'attachons qu'une importance secondaire à cette observation, que nous n'avons pu confirmer sur d'autres matériaux (embryons [= prélarves] de *Dolomedes*, *Araneus*).

Il se peut fort bien que quelques-unes de ces cellules manifestent une poussée de développement dans le sens nerveux, rapidement arrêtée d'ailleurs. Alors que les neuroblastes avoisinants bourgeonnent leurs ramifications, les initiales neurosécrétrices conservent une membrane cellulaire nettement visible, sans excroissance. Au cours du développement post-embryonnaire, les cellules neurosécrétrices sont difficilement visibles et peu reconnaissables dans la masse des neurones.

Selon B. HANSTRÖM (1954), les neurones appelés à devenir neurosécréteurs perdent leurs prolongements : en même temps, les premières manifes-

(1) D'autres auteurs ont, avant nous, fait une distinction entre cellules neurosécrétrices du type A et B. Ainsi, M. ENAMI (1951) (chez les Crustacés Décapodes) et B. SCHARER (1954) (chez les Insectes) admettent l'existence de ces deux types. Cependant, leurs critères de distinction sont différents des nôtres. Pour eux, ce sont des caractères d'ordre cytologique qui incitent à la création de deux types ; pour nous, ce sont des caractères d'ordre organogénétique.

tations de neurosécrétion apparaissent. Si l'hypothèse de B. HANSTRÖM est exacte, rien ne s'oppose à ce qu'une quelconque cellule ganglionnaire ne devienne neurosécrétrice. Or, la répartition métamérique des cellules ne plaide pas en faveur d'une telle éventualité.

Il serait, à notre avis, très important de savoir si les cellules neurosécrétrices sont capables de transmettre l'influx nerveux. Car, si elles possèdent un prolongement propre (de très belles figures en ont été données par M. GABE, 1955), jamais il ne va très loin. Le transport de produits sécrétés s'accomplit toujours par l'intermédiaire de prolongements appartenant à d'autres neurones. On est donc en droit de se demander si les prolongements des cellules neurosécrétrices leur sont propres ou, au contraire, se forment d'une autre manière ; nous pensons aux prolongements des cellules endocrines de l'« organe antérieur » des Salticides, dont nous étudierons plus bas le mode de formation.

La rapidité avec laquelle les ébauches cérébrales se mettent en place chez l'embryon de Dolomèle nous a empêché de suivre la genèse des îlots neurosécréteurs cérébraux. Rien ne s'oppose, cependant, à ce que celle-ci soit identique, quoique accélérée, à celle des cellules neurosécrétrices sous-oesophagiennes.

Description. — Ce sont des éléments de grande taille (40 μ et plus), dont le noyau et le cytoplasme subissent des variations caractéristiques au cours des différentes étapes de la sécrétion. Nous distinguons globalement quatre étapes ayant chacune ses particularités correspondant à des variations d'ordre physiologique.

1° *Première étape* (fig. 12). — La membrane cellulaire est particulièrement visible et continue. Le cytoplasme paraît homogène, mais, à l'observation, on remarque qu'il est formé de fines granulations fortement fuchsinophiles et réparties uniformément dans le cytoplasme. Le noyau, toujours nucléolé, est très riche en chromatine.

2° *Seconde étape* (fig. 13). — La cellule prend un aspect piriforme ; les granulations s'amassent à un pôle ; si leur nombre diminue, leur taille, par contre, augmente : elles deviennent parfaitement décelables, même à un faible grossissement.

3° *Troisième étape* (fig. 14). — Des vacuoles apparaissent à la périphérie du cytoplasme. Le noyau semble moins riche en chromatine et peut parfois être dépourvu de nucléole.

4° *Quatrième étape* (fig. 15). — Les granulations quittent la cellule et se rencontrent au niveau des cellules avoisinantes. Durant cette étape, nous n'avons jamais aperçu de nucléole.

Au point de vue cytologique, il nous semble intéressant de signaler l'apparition, au cours de la première et de la seconde étape, d'un corps paranucléaire, retenant énergiquement la laque d'hématoxyline (fig. 13 et 14). Ce corps persiste jusqu'au début de la troisième étape, puis se résorbe. Il est particulièrement visible sur des coupes provenant de pièces fixées au tétroxyde d'osmium. D'autres fixateurs le conservent aussi

(fixateurs à base de bichromate comme le Helly). L'apparition de ce corps paranucléaire est toujours liée à une intense activité élaboratrice de la cellule.

Nous avons, bien entendu, essayé les techniques considérées comme spécifiques de la neurosécrétion (hématoxyline chromique-phloxine de

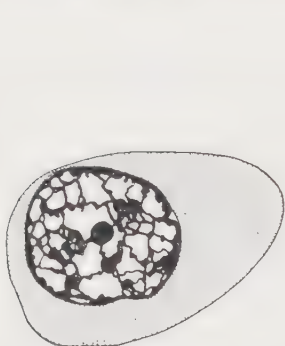


FIG. 12. — Cellule neurosécrétrice du type A (première étape de sécrétion) (*Tegenaria atrica*; Helly-Masson-Foot; $\times 2\ 000$).



FIG. 13. — Cellule neurosécrétrice du type A, à la seconde étape de sécrétion; remarquer le corps paranucléaire (comme fig. 12).

GOMORI, fuch sine paralaldéhyde de GABE). Si la fuch sine paralaldéhyde donne d'excellents résultats, il n'en est pas de même de la technique de GOMORI. En effet, par cette technique, les cellules neurosécrétrices du type A présentent une très grande phloxinophilie, alors qu'après le trichrome de



FIG. 14. — Cellule neurosécrétrice du type A à la troisième étape de sécrétion; remarquer le corps paranucléaire (comme fig. 12).

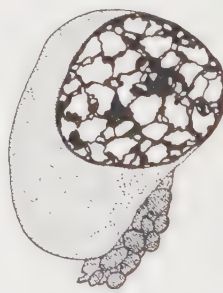


FIG. 15. — Cellule neurosécrétrice à la quatrième étape de la sécrétion (comme fig. 12).

Prenant ces mêmes cellules sont éosinophiles. Mais ceci ne doit pas trop nous surprendre, car phloxine et éosine sont des colorants identiques, dérivés tous deux de la phtaléine. Il y a quelque temps, nous avons signalé cette particularité (LEGENDRE, 1956, a).

Destinée des sécrétions. Les grains de neurosécrétion ont été suivis dans leurs divers cheminements [M. GABE, 1954, b, 1955; R. LEGENDRE,

1954, a (1)]. On a constaté qu'ils longeaient les fibres sympathiques pour rejoindre les organes endocrines rétrocébraux. Or, nous avons très souvent constaté des migrations non pas vers l'extérieur, mais bien vers l'intérieur de la masse nerveuse. Dans ce dernier cas, nous avons vu des granulations pénétrer à travers les lacunes du neuropile et se perdre dans l'enchevêtrement des fibres. Les raisons physiologiques de ces migrations centripètes (observables surtout au niveau des lobes optiques) semblent difficiles à concevoir.

b. *Cellules neurosécrétrices du type B* (fig. 16). — Le second type de cellules neurosécrétrices est plus rare que le premier. Ce sont des éléments de petite taille ($25\ \mu$), enfouis sous la couche des cellules ganglionnaires et qui se rencontrent généralement à la limite du neuropile.

Embryologie. — Les initiales des cellules neurosécrétrices du type B sont difficiles à repérer. Elles proviennent des cellules de l'épithélium coelomique absorbées par la couche des neuroblastes en pleine prolifération. Il nous est arrivé de rencontrer en pleine masse nerveuse des cellules manifestement étrangères contenant encore quelques baguettes de vitellus en digestion (embryon de Dolomède au quinzième jour). Coincées entre le neuropile et la masse des neurones, ces cellules (dérivant de la splanchnopleure) occupent déjà la place qu'occuperont plus tard les cellules neurosécrétrices du type B. Dès la phase larvaire, ce groupe de cellules présente les affinités tinctoriales qui le font reconnaître (affinités pour le vert Lumière) ; on les trouve déjà à la place qu'elles occuperont chez l'animal adulte.

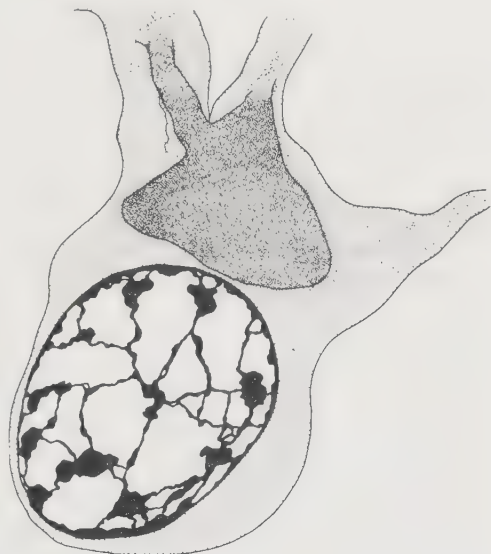


FIG. 16. — Cellule neurosécrétrice du type B (comme fig. 12 ; $\times 2\ 300$).

Description et mode de sécrétion. — Alors que les cellules du type A présentaient une membrane caractéristique, les cellules du type B occupent des interstices dans les couches profondes des neurones et leur périphérie épouse les membranes des neurones environnants, de sorte qu'une membrane propre ne semble, à première vue, pas exister. Des imprégnations argentiques cependant permettent de la mettre en évidence.

(1) Voir en particulier l'étude approfondie de M. GABE (1955) sur ce sujet.

Le cytoplasme est granuleux, sans vacuole et le noyau banal ; les grains de sécrétion (retenant le vert Lumière du trichrome de Prenant) se rencontrent sur le pourtour de la cellule ; des granulations identiques se retrouvent d'ailleurs à la périphérie du neuropile et semblent provenir de ces éléments du type B.

Le rôle de ces sécrétions nous paraît différent de celui des cellules du groupe A. Peut-être jouent-elles un rôle dans l'entretien du métabolisme neuropilien, mais aucune donnée précise ne nous permet d'être affirmatif.

Cycle de sécrétion. — A l'inverse des cellules du type A, les cellules du type B sont fonctionnelles pendant toute la vie de l'animal, et nous n'avons pu mettre en évidence aucun cycle de sécrétion.

c. Caractéristiques des cellules neurosécrétrices. — Nous avons recherché dans les cellules neurosécrétrices du groupe A une structure neurofibrillaire caractéristiques et nous ne l'avons pas rencontrée. Le neurite, lorsque nous avons pu le mettre en évidence, est toujours très court ; nous n'avons jamais pu le suivre jusqu'à un faisceau de fibres quelconque (cf. M. GABE, 1955).

B. HANSTRÖM (1954) émet l'hypothèse de la perte du neurite des cellules neurosécrétrices du type A. En fait, les neurones perdraient leur axone (régression anatomique) pour devenir sécréteurs (avantage physiologique). Cette hypothèse, fort séduisante, est peut-être exacte, mais nous n'y souscrivons pas pleinement. En effet, si chaque neurone pouvait, pour une raison qui nous échappe encore, devenir neurosécréteur, la répartition strictement métamérique des îlots de cellules neurosécrétrices serait plus difficilement explicable.

La durée d'élaboration des initiales neurosécrétrices joue un rôle déterminant quant à la structure des éléments terminés. Ces derniers ne passent d'ailleurs pas par un stade neuroblastique. Leur physiologie, tout comme leur genèse, interdit de les considérer comme des cellules nerveuses au sens strict. Le voisinage d'éléments de la splanchnopleure lors de leur élaboration influe peut-être par un jeu complexe d'induction cellulaire sur leur physiologie. Cependant, il est certain que, dès l'origine, les initiales neurosécrétrices ont une destinée bien déterminée et ne pourront donner autre chose.

Si l'on compare la destinée des deux types de cellules neurosécrétrices, on peut supposer que le type A a subi une nette induction vers le sens nerveux, alors que le type B a évolué dans le sens glial.

Répartition des cellules neurosécrétrices. — La répartition métamérique des cellules neurosécrétrices du type A chez les Araignées adultes confirme en tout point l'origine que nous leur assignons.

a. SYNCÉRÉBRON. — 1. *Les ganglions optiques.* — Une paire d'îlots de cellules se rencontrent à la partie supérieure des ganglions optiques.

Ils se situent de part et d'autre de la fissure médiane supérieure au niveau de l'écorce ganglionnaire des centres des yeux médians antérieurs. Chaque îlot est formé d'un groupe de cinq à six cellules grossièrement piriformes (pl. II, fig. 1). Des cellules du type B se trouvent à la limite du neuropile et de l'écorce ganglionnaire, à l'aplomb des centres des nerfs médians antérieurs. Ce sont trois à quatre cellules sans groupement symétrique net.

Un second groupe de cellules neurosécrétrices du type A se trouve au niveau du départ du nerf des yeux latéraux. Ce sont deux îlots de trois cellules environ qui sont accolés aux deux prolongements du neuropile donnant le nerf. Il n'y a pas de cellules du type B.

2. *Ganglion cérébroïde*. — De part et d'autre de la fissure médiane antérieure, en pleine écorce ganglionnaire se trouve un groupe de deux à trois cellules neurosécrétrices du type A. De nombreuses cellules du type B se rencontrent dans la partie profonde de l'écorce ganglionnaire.

3. *Ganglion chélicérien*. — A la sortie de chaque nerf chélicérien, la substance fibreuse est enveloppée d'un volumineux manchon de cellules ganglionnaires, parmi lesquelles de très nombreuses cellules neurosécrétrices du type A. On peut en dénombrer une vingtaine pour chaque nerf. Quelques-unes se rencontrent dans la zone située entre les deux nerfs. Cette extraordinaire abondance d'éléments neurosécréteurs ne peut s'expliquer que si on la considère comme provenant de la fusion des éléments chélicériens, rostraux et frontaux; ces deux derniers, confondus en un seul ganglion, situés juste sous le départ du nerf chélicérien, ne présentent aucune cellule neurosécrétrice propre.

4. *Ganglions sous-œsophagiens*. — Le ganglion des pédipalpes et les ganglions des pattes marcheuses présentent une répartition analogue des éléments neurosécréteurs. Aussi, la localisation de ces éléments sur un seul de ces ganglions est-elle valable pour tout le groupe. Il convient toutefois de remarquer que les cellules neurosécrétrices sont plus abondantes au niveau du ganglion des pédipalpes.

Les cellules du type A se rencontrent symétriquement disposées de part et d'autre de la fissure médiane. Elles en sont séparées par une file de cinq à six cellules ganglionnaires. Leur situation est toujours périphérique. Des cellules du type B se rencontrent sans ordre sur le pourtour de la masse du neuropile. Leur nombre est très limité.

5. *Ganglions de la « cauda equina »*. — L'écorce ganglionnaire commune aux sept ganglions de la *cauda equina* est truffée de cellules neurosécrétrices du type A. Elles sont disposées sans ordre apparent de part et d'autre de la ligne médiane. Nous en avons dénombré une vingtaine. Ce chiffre, relativement élevé, s'explique par la fusion des sept ganglions séparés à l'origine. Quelques rares cellules du type B se trouvent à la périphérie du neuropile.

Les *conclusions* que nous pouvons tirer de cette étude de la répartition des éléments neurosécréteurs sont de deux ordres. En premier lieu, il convient de souligner la répartition métamérique des cellules du type A, celle-ci sera très utile lors de l'étude de la segmentation. Ce fait doit être

valable pour toute la série des Articulés. Les cellules du type B se répartissent sans ordre à l'intérieur des masses cellulaires. Nous avons démontré l'origine des cellules neurosécrétrices du type A [derniers « neuroblastes » (?) à quitter l'assise ectodermique]; quant à la genèse des cellules du type B, nous croyons pouvoir affirmer qu'elles proviennent des éléments de l'épithélium coelomique intégrés dans la masse des neuroblastes.

Évolution dans le temps des cellules neurosécrétrices. Les cellules neurosécrétrices du type A ne sont vraiment visibles que chez les adultes; cependant les premières manifestations de neurosécrétion apparaissent au cours du dernier stade nymphal. Les plus nettes images s'observent chez les adultes fonctionnels (mâles en quête de femelle ou femelles fécondées porteuses de cocons) (pl. I, fig. 8).

Il y a donc un rapport très net entre l'activité des gonades et la neurosécrétion. Cependant, les étapes de sécrétion des cellules neurosécrétrices du type A se succèdent sans interruption pour une même cellule. Il n'y a aucun parallélisme entre une phase quelconque de l'activité des gonades et une étape bien précise de l'élaboration des produits de neurosécrétion.

d. **Conclusions.** — Les conclusions que nous pouvons tirer de cette étude sont de deux ordres :

1° Au point de vue morphologique, il convient de souligner la répartition métamérique des cellules du type A, dont la distribution s'explique par l'origine embryologique. Quant aux cellules du type B, leur origine non ectodermique explique leur répartition non métamérique.

2° Au point de vue physiologique, nous doutons de la qualité nerveuse des cellules du groupe A. D'après nos observations, ces cellules ne présentent pas l'équipement cytologique typique des neurones, et il est fort douteux qu'elles en remplissent la fonction.

Enfin, il semble exister un rapport assez lâche entre la neurosécrétion et le mécanisme physiologique de la mue. Par contre, en ce qui concerne les glandes génitales, le parallélisme entre l'activité des gonades et la neurosécrétion laisse penser à un rapport direct entre ces deux systèmes.

2. — Neurilemme.

On désigne sous le nom de neurilemme une membrane conjonctive périphérique enveloppant le système nerveux central et se prolongeant au niveau des nerfs qui en émanent.

C'est un tissu fibrillaire d'origine mixte et, si certains de ses composants proviennent du mésoderme, la majorité est d'origine ectodermique. Ce dernier mode de formation est particulièrement net au niveau du syncé-

rébron : on voit les neuroblastes périphériques se ranger en une véritable palissade venant envelopper les initiales nerveuses sous-jacentes. Sur des coupes, ces cellules rappellent, par leur agencement, les cellules d'un épithélium pluristratifié.

La structure du neurilemme est simple. Nous n'avons pas pu distinguer les deux composants signalés par G. SAINT-RÉMY (1887), à savoir : lamelle neurale et périneurium. Le neurilemme est formé par un tissu fibrillaire unique où, çà et là, se rencontre un noyau fortement allongé (à l'inverse des noyaux de la microglie toujours arrondis).

Un rôle trophique de ce tissu peut être sérieusement envisagé, car son épaisseur varie au cours du cycle d'intermue. Il est d'ailleurs souvent envahi par des granulocytes sanguins, qui semblent emprunter cette voie pour pénétrer dans le cerveau. Le maximum d'épaisseur s'observe immédiatement après l'exuviation. Cette observation, que nous n'avons pas approfondie, est à rapprocher de celles faites par J. STEPOUE et F. DORNESCO (1935) sur le comportement et le rôle du neurilemme (= périneurium) au cours de la mue chez les Coléoptères. Ces auteurs décrivent une véritable pénétration de « boules de granules » provenant des lacunes sanguines et passant dans le système nerveux par l'intermédiaire du périneurium. Les auteurs précités concluent à un rôle nourricier et peut-être endocrine de ce tissu.

Nous avons eu l'occasion, en 1950, de procéder à des injections de carminate d'ammonium chez les Tégénaires. Les animaux furent sacrifiés six heures après l'opération. Nous avons remarqué chez certains exemplaires (pas tous) une fixation des granules de colorant injectés au niveau du neurilemme; malheureusement, nous ne connaissions pas l'état physiologique de notre matériel. De plus, le phénomène nous paraissait tellement curieux que nous ne l'avons pas signalé : les grains de carmin étaient absorbés au niveau du cytoplasme entourant les noyaux allongés de la gaine fibrillaire ; comme nous ne faisons pas d'injection massive, les granules ne se rencontraient pas dans les mailles de la gaine fibrillaire (où elles auraient été retenues mécaniquement). Ce rôle phagocytaire nous paraissait surprenant, et nous n'en aurions point parlé si récemment O. W. TIEGS (1945, 1947) n'avait signalé une fonction similaire du neurilemme des Paupodes et des Symphyles. Chez ces animaux, les noyaux du périneurium sont entourés d'une fine couche de cytoplasme qui, dans *certain cas*, s'avère capable d'absorber des particules d'encre de Chine.

On sait (H. WEBER, 1954) que, chez les Insectes, le neurilemme est considéré comme un tissu endocrine. Il est fort probable qu'il en est de même chez les Aranéides, mais aucun fait positif ne nous permet de l'affirmer (1).

(1) Rappelons que, chez *Sesarma* (Crustacé Décapode), M. ENAMI (1951) admet l'élaboration par le neurilemme d'une hormone agissant sur les chromatophores et ayant un rôle analogue aux principes élaborés par la glande du sinus.

3. — Cellules névrogliques.

Un tissu glial, jusqu'ici non décrit, se rencontre disséminé dans toute la masse nerveuse des Araignées. Il se localise principalement au niveau de l'écorce ganglionnaire, mais certains éléments pénètrent jusque dans le neuropile. Nous distinguons quatre types de cellules gliales :



FIG. 17. — Une cellule gliale simple du ganglion des pédipalpes de *Tegenaria derhami*. (Flemming, Prenant ; $\times 2\ 000$.)

1° Au départ des gros troncs nerveux, on rencontre de grands éléments fusiformes dont les prolongements se touchent. Ils forment souvent une véritable palissade autour des départs des faisceaux de fibres. Ces cellules gliales rappellent les cellules nerveuses (à part cette ressemblance fortuite, elles ne présentent pas de caractères de neurones). Le cytoplasme est granuleux, légèrement vacuolé ; le noyau, parfaitement sphérique, est très riche en chromatine (fig. 17).

2° Sur des préparations traitées à l'argent (méthodes de BIELCHOWSKI et variantes), on voit apparaître à la limite du neuropile, intercalés entre les cellules ganglionnaires, des éléments étoilés dont les bras présentent de nombreuses ramifications. Le cytoplasme est dense, le noyau très net. Ces cellules sont analogues (sinon homologues) aux astrocytes des Vertébrés (fig. 18).

3° Au niveau des capillaires sanguins, on trouve quelques rares cellules, de très petite taille, rappelant par leur forme le type précédent : le corps cellulaire est plus épais, les ramifications plus trapues. Seules les techniques argentiques permettent la mise en évidence de ces éléments. Ils sont d'ailleurs fort difficiles à repérer (fig. 19).

4° Des noyaux comparables à ceux de la microglie des Vertébrés (= gliosome) se rencontrent dans la plupart des tissus nerveux. Nos multiples tentatives pour réussir à représenter le cytoplasme se sont toujours soldées par des échecs. Les noyaux, par contre, sont toujours visibles : ils sont ronds, à chromatine diffuse et poussiéreuse. De tels noyaux se rencontrent dans les coupes

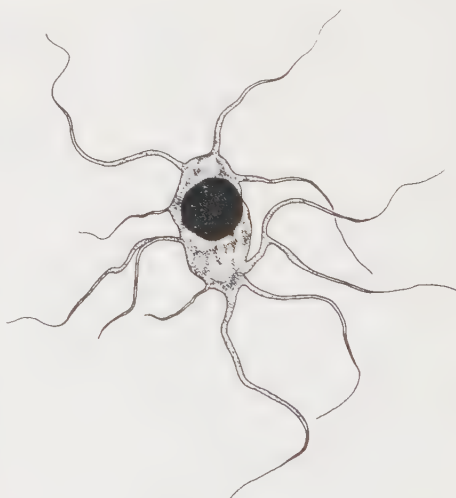


FIG. 18. — Astrocyte de la zone profonde du ganglion des pédipalpes de *Tegenaria derhami*. (Méthode de Golgi ; $\times 2\ 000$.)

des nerfs composés. Ce sont d'ailleurs les seuls éléments cellulaires colonisant le neuropile.

Le rôle de ces formations gliales est difficile à préciser. Une de leurs plus importantes fonctions est certainement une fonction de nutrition ; une fonction de soutien n'est pas non plus exclue. Il est certainement difficile de leur attribuer un rôle défini dans l'état actuel de nos connaissances.

Nous avons, bien entendu, recherché l'origine embryologique de ces cellules, mais nous ne pouvons pas encore trancher définitivement cette importante question. Nous pouvons affirmer, sans crainte de nous tromper, que ces éléments n'ont pas tous la même origine. A côté de cellules d'origine vraisemblablement ectodermique, se trouvent des éléments provenant de l'épithélium coelomique. En fait, les cellules gliales sont extrêmement difficiles à observer chez les stades jeunes. Chez les embryons, la capture d'éléments coelomiques ne fait aucun doute, la position et les particularités cytologiques de ces éléments permettent de les considérer avec beaucoup de vraisemblance comme les initiales (tout au moins en partie) du tissu glial.



FIG. 19. — Noyau glial de *Tegenaria* sp. provenant des masses profondes du ganglion de la première paire de pattes marcheuses. Remarquer la présence d'un capillaire sanguin. (Méthode à l'argent ; $\times 2\ 000$.)

CHAPITRE V

CELLULES ENDOCRINES ET NÉPHROCYTES

Nous devons à J. MILLOT (1930) la description et la localisation d'amas de cellules remarquablement constants chez tous les Aranéides. Ces amas sont qualifiés par lui d'« endocrines ». Ils se localisent dans le prosoma, où ces cellules forment de véritables travées, principalement au niveau du rostre et à la base des pédipalpes. On en retrouve aussi à la partie postérieure du céphalothorax, au départ des nerfs abdominaux (fig. 42).

Ces groupes de cellules endocrines sont généralement accompagnés par d'importants amas de néphrocytes qui, parfois, les pénètrent. Le qualificatif d'« endocrine » attribué par J. MILLOT (1930) est absolument exact. Les variations cytologiques (comme leur vacuolisation et les changements importants d'aspect de l'appareil nucléaire) ne laissent subsister aucun doute quant à leur fonction. Cependant, aucune observation ne relate le rôle exact de ces sécrétions et la littérature consultée est absolument muette sur la valeur physiologique des cellules endocrines.

H.-C. BROWNING (1942) émet l'idée que les cellules endocrines de J. MILLOT ne sont que des stades jeunes des néphrocytes et n'auraient aucun rôle endocrine. On sait que J. MILLOT (1930) fait dériver les cellules endocrines et les néphrocytes d'un tissu mésodermique : le tissu réticulé, et que, pour lui, il n'y a aucune filiation directe entre néphrocytes et cellules endocrines.

A. — Cellules endocrines et néphrocytes.

1° *Variations des couches de tissus endocrines et néphrocytaires durant le développement post-embryonnaire.* Chez la Tégénaire, il est remarquable de constater combien la zone des néphrocytes sous-œsophagiens augmente de taille au cours du développement post-embryonnaire. Les premiers stades nymphaires ne présentent aucune couche de néphrocytes entre la paroi sternale et les ganglions sous-œsophagiens. Les stades nymphaires 5 et 6 présentent une mince couche de néphrocytes à cet endroit, alors que des exemplaires adultes n'en présentent que deux ou trois épaisseurs.

Les îlots endocrines restent, par contre, remarquablement constants, puisque, dès le plus jeune âge de la vie libre, ils occupent déjà la place qu'ils conserveront chez l'adulte.

Quant au tissu réticulé, il se trouve un peu partout dans les zones

occupées par les néphrocytes et les cellules endocrines. Son importance diminue avec l'âge, mais il persiste, coincé entre les cellules voisines.

Ces observations montrent nettement une augmentation de taille du tissu néphrocytaire, une stagnation du tissu endocrine et une diminution en importance du tissu réticulé. Les conclusions logiques que l'on en tire sont celles qui ont été proposées par J. MILLOT et que corrobore l'étude du développement post-embryonnaire que nous avons faite.

2° Genèse du tissu endocrine. — L'étude des différents stades embryonnaires de *Dolomedes fimbriatus* nous ont fourni de précieuses indications sur l'origine embryologique des éléments endocrines et néphrocytaires.

Chez la *Dolomède* adulte, le tissu endocrine est localisé dans la zone antérieure et postérieure du prosoma (comme d'ailleurs chez toutes les Araignées). Les îlots ainsi formés sont entourés de lacunes sanguines et de néphrocytes et, particularité que nous tenons à souligner, se trouvent toujours à proximité de puissants troncs nerveux (fig. 20 et 21 ; pl. IV, fig. 9).

Sur des coupes de la région chélicérienne et de la région postérieure du prosoma de jeunes embryons proches de l'éclosion (dix-huitième, dix-neuvième, vingtième jours), on remarque la présence d'un tissu endocrine déjà bien développé, accompagné de quelques rares néphrocytes, bien qu'il n'y ait pas de tissu réticulé particulièrement net. Des coupes d'embryons (= prélarves) encore plus jeunes (quinzième, seizième jours) montrent une majorité de cellules endocrines (fig. 22).

Les premières traces de ce tissu se rencontrent au moment de la formation des neuromères, époque à laquelle les sacs coelomiques sont particulièrement visibles et encore complets. Nous avons vu plus haut que certaines cellules de la splanchnopleure assimilaient du vitellus (voir page 358 : fig. 2). Contrairement aux assertions de certains embryologistes (I. MORIX, par exemple), ces cellules mésodermiques ne disparaissent pas avec l'âge. En effet, après la désagrégation des sacs coelomiques, elles sont en partie

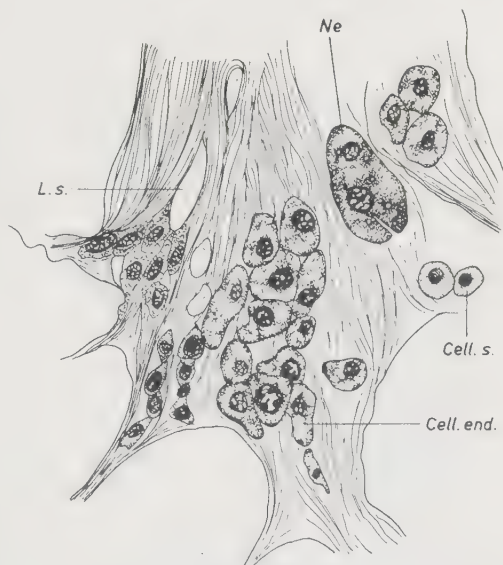


FIG. 20. — Organe antérieur, au niveau du nerf des pédipalpes de *Tegenaria atrica*. (Helly, Masson-Foot ; $\times 800$.)

Cell. s., cellules sanguines ; Cell. end., cellules endocrines ; L. s., lacune sanguine située dans le tronc nerveux des pédipalpes ; Ne, néphrocyte.

rejetées de part et d'autre des ébauches des ganglions nerveux. Elles prennent alors une position latérale par rapport à chaque neuromère. Si, à ce moment, les composants mésodermiques présentent encore une valeur métamérique, cette dernière se perd après l'inversion. On voit alors ces îlots confluer dans la région du segment des pédipalpes. Toutes les cellules n'effectuent pas cette migration. Certaines d'entre elles persistent autour de chaque nerf segmentaire sous forme d'un véritable manchon particulièrement visible vers les quatorzième et quinzième jours (1).

Au cours de la phase embryonnaire, les ébauches nerveuses abdominales émigrent dans le prosoma et amènent avec elles un cortège de cellules endocrines embryonnaires qui se rassemblent à la partie postérieure des ganglions abdominaux. Ce sont ces cellules qui donneront la plage postérieure endocrine de l'animal adulte.

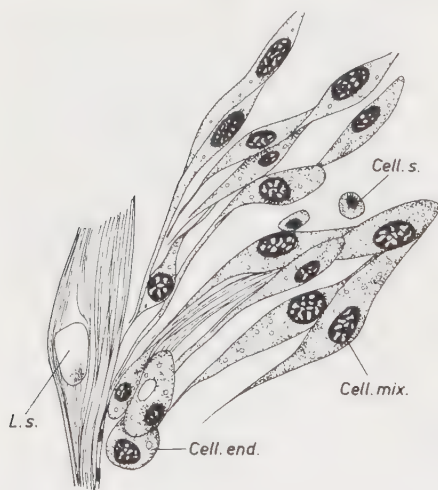


FIG. 21. — Organe antérieur de *Salticus scenicus* (Helly, Masson-Foot ; $\times 800$). *Cell. mix.*, cellules en voie de neurisation (comme fig. 20).

Dès leur installation, les initiales des cellules endocrines continuent à absorber du vitellus. Les images d'absorption sont très nettes, mais, cependant, l'aspect histologique est déjà celui des cellules endocrines que l'on rencontrera chez l'adulte. Peu à peu les réserves vitellines s'amenuisent, la fonction absorbante des cellules issues de la splanchnopleure disparaît, et il est fort vraisemblable qu'elle soit remplacée par une autre fonction endocrine ou absorbante.

3° Multiplication des initiales endocrines. L'augmentation du nombre des cellules endocrines est un fait certain. Cependant, nous n'avons jamais trouvé d'images nous permettant d'être affirmatif sur le mode de division de ces cellules. Rappelons que J. MILLOT souligne dans son important mémoire de 1926 la fréquence des phénomènes d'amitose chez les Aranéides. C'est fort vraisemblablement par ce mode de division que se reproduisent les cellules endocrines.

4° Origine des néphrocytes — Les néphrocytes dérivent directement du tissu réticulé (J. MILLOT, 1930). Très tôt (vers le seizième jour chez l'embryon de Dolomède), on rencontre de grosses cellules mononucléées

(1) Cette position persiste d'ailleurs chez certaines familles (*Salticidae*, par exemple) où de tels manchons segmentaires se rencontrent encore chez l'adulte.

au voisinage des cellules endocrines, ce qui montre d'une manière sûre que, dès l'origine, les cellules endocrines et les néphrocytes coexistent très tôt chez l'Araignée.

Pour H.-C. BROWNING (1942), les néphrocytes dérivent des cellules endocrines; il faut dire que les arguments de cet auteur sont cytologiquement peu convaincants. Nous aurions passé cette hypothèse sous silence si, au cours de nos observations, nous n'avions pas rencontré quelques rares figures qui pourraient laisser supposer une filiation directe entre cellules endocrine et néphrocyte. Voici ce que nous avons pu observer chez une nymphe de *Tegenaria* sp.

La cellule endocrine bourgeonne un cytoplasme granuleux typique, qui, rapidement, se vacuolise tout en grandissant. La cellule mère est déjà binucléée et, bientôt, l'appareil nucléaire passe dans ce nouveau territoire, pendant que l'ancien territoire, à son tour, prend l'aspect cytoplasmique typique des néphrocytes (fig. 23).

Peut-on déduire à la transformation en masse des cellules endocrines en néphrocytes ? Certainement non. Les raisons sont les suivantes :

— Les images dites « de transformation » sont rares, et, cependant, les néphrocytes augmentent statistiquement en nombre. Logiquement on devrait trouver de très nombreuses images de transformation.

— Il se peut fort bien que les phénomènes que nous avons observés soient de simples phénomènes de dégénérescences cellulaires. Dans ce cas leur valeur histologique serait faible.

De toute manière, il y a certainement là un fait histologique inédit, que nous n'avons pas suffisamment approfondi et qui, certainement, mérite d'être l'objet de recherche histophysiologique beaucoup plus poussé. Nous nous bornons à le signaler ici sans essayer de l'interpréter.

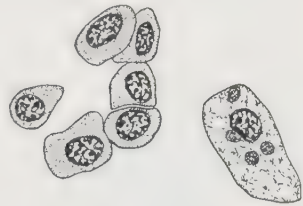


FIG. 22. — Quelques cellules endocrines d'un embryon de Dolomède âgé de seize jours et demi (région des pédipalpes); on remarque une cellule à aspect néphrocytaire encore mononucléée. (Duboscq-Brasil ; Trioxyhém.-vert-Lumière ; $\times 800$.)

B. — Organe antérieur.

Nous avons trouvé à l'avant du prosoma des îlots de cellules endocrines chez les représentants de toutes les familles d'Araignées que nous avons pu étudier. La situation de ces groupes de cellules est variable : ce sont ces îlots que nous nommons « organe antérieur ».

1° **Situation et aspect.** — Chez la Tégénaire adulte, un véritable manchon de cellules endocrines entoure la base des pédipalpes. L'organe ainsi formé n'a pas une forme précise et s'étend du ganglion jusqu'à l'article coxal des pédipalpes. Chez les jeunes nymphes, les îlots symétriques des pédipalpes s'unissent au niveau du rostre et pénètrent fréquem-

ment dans la cavité rostrale. Chez les formes plus âgées, les deux îlots symétriques peuvent être séparés l'un de l'autre par une puissante assise de néphrocytes.

Cet organe est diffus et ne possède pas de membrane propre. Le liquide sanguin l'imbibé comme une éponge. Ses prolongements s'insinuent entre les muscles et longent la partie terminale de la glande coxale et souvent accompagnent le trajet du nerf moteur allant innervé un muscle. Des reconstitutions planes nous ont montré des variations individuelles considérables dans la forme et la structure de cet organe, dont cependant la situation reste toujours identique (fig. 20 ; pl. IV, fig. 9).

Cytologiquement, il n'y a rien à ajouter à la description de J. MILLOT (1930).



FIG. 23. — Cellules endocrines d'une nymphe de *Dolomedes*, présentant des excroissances cytoplasmiques (transformation en néphrocyte ?). (Flemming, hém. ferrique ; $\times 1\ 000$.)

2° Innervation de l'organe antérieur. — La situation de cet organe au voisinage des nerfs incite à rechercher les rapports éventuels entre les cellules endocrines et les nerfs voisins. Les techniques courantes ne nous révèlent rien de spécial. Cependant, chez la Tégénaire, les imprégnations argentiques nous prouvent qu'aucune fibrille ne pénètre dans le cytoplasme des cellules endocrines. Cependant, une innervation existe. En dehors des gros troncs nerveux qui les traversent (nerf des pédipalpes), les organes antérieurs reçoivent une innervation de petits nerfs impairs (au nombre de deux, qui proviennent de la face ventrale du ganglion des pédipalpes). Ces nerfs se ramifient dans la masse des cellules endocrines, sans qu'il nous soit possible de déterminer les détails de cette innervation.

3° Organe antérieur des Salticidæ. — Si la situation de l'organe antérieur est constante chez la plupart des familles d'Araignées, sa structure présente des variations considérables. Nous allons étudier un exemple chez les *Salticidæ*.

Chez *Sitticus* sp., les cellules endocrines sont fusiformes et rappellent beaucoup plus des cellules nerveuses que des cellules endocrines. Le cytoplasme est dense, légèrement vacuolé et présente des images très nettes, d'une activité sécrétoire intense. Certaines cellules sont nettement bipolaires et rappellent des cellules ganglionnaires. Elles reçoivent d'ailleurs des faisceaux de fibres issus du ganglion des pédipalpes. Quelques ramifications nerveuses sortent de cet organe ventral pour innervé quelques-unes des ramifications de l'intestin prosomatique, ainsi que la base des glandes coxales. De nombreuses cellules sanguines se trouvent dans les lacunes.

a. Types cellulaires (fig. 24). — Morphologiquement, on peut distinguer

trois types de cellules endocrines correspondant à trois étapes qui correspondent à ce que nous appelons la « neurisation ». (Nous entendons par neurisation : la capture par une fibre nerveuse d'une cellule étrangère) (1).

TYPE 1. — Le cytoplasme de ces cellules est bourré de granulations qui s'amassent parfois en de véritables enclaves. Le noyau est grand, à chromatine abondante, sans nucléole. Une fibre nerveuse aborde cette cellule, mais n'y pénètre pas. On ne voit aucune fibrille dans le cytoplasme.

Ces cellules sont peu nombreuses (un sixième environ de la totalité). Elles se rencontrent essentiellement à la périphérie de l'organe, principalement au niveau du neurilemme des nerfs des pédipalpes.

TYPE 2. — Le cytoplasme montre un réseau de granulations et des amas d'inclusions principalement aux pôles de la cellule. Le noyau présente une chromatine dense et est nettement nucléolé. Une fibre nerveuse pénètre dans le cytoplasme et envoie quelques prolongements dans la cellule. Cependant, aucune caractéristique des neurones n'est observable dans ces cellules.

Environ la moitié des cellules endocrines de l'organe antérieur des Salticidae sont de ce type ; on les rencontre vers la partie centrale de celui-ci.

TYPE 3. — Ce sont des cellules à cytoplasme dense, sans vacuoles, à noyau volumineux, nucléolé, pauvre en chromatine. Ces cellules sont nettement bipolaires : une fibre nerveuse les traverse de part en part, sans que le cytoplasme soit caractéristique d'un neurone.

Nous assistons, en fait, à la capture d'un élément endocrine par le tissu nerveux. Les trois types de cellules que nous venons de décrire correspondent en fait à trois étapes d'une transformation : nous voyons une fibre nerveuse s'emparer d'une autre cellule et induire ainsi une cellule à aspect nerveux secondaire.

Un problème a depuis longtemps intrigué les zoologistes : c'est celui de l'allongement des fibres nerveuses au cours de la croissance de l'organisme. Déjà F. LEYDIG (1857) supposait que celui-ci s'accomplissait par un apport de tissu conjonctif. K. KOROTNEFF (1865) croyait à une mobilisation du neurilemme et, tout récemment, P. DEBAISIEUX (1952) reprend ces idées. Pour notre part, nous croyons que, chez les Aranéides,



FIG. 24. — Cellules de l'organe antérieur de *Salticus scenicus*, montrant trois étapes de la colonisation des cellules endocrines par un faisceau nerveux ; remarquer les granulations du cytoplasme. (Helly, Masson-Foot ; $\times 2\ 000$.)

(1) Voir R. LEGENDRE, 1958, b.

cet allongement peut se faire par « neurisation » de certaines cellules endocrines. N'oublions pas que ces cellules sont, par leur origine, voisines des cellules gliales ; celles-ci contractent d'ailleurs d'étroits rapports avec les cellules nerveuses.

b. Répartition et connexion des îlots endocrines. — La répartition des îlots de cellules endocrines est restée segmentaire chez les Salticides, en dehors de l'organe antérieur précédemment signalé. Il existe au-dessus de chaque nerf segmentaire une masse de cellules endocrines. Cette disposition est archaïque et rappelle celle que l'on rencontre chez l'embryon de Dolomède.

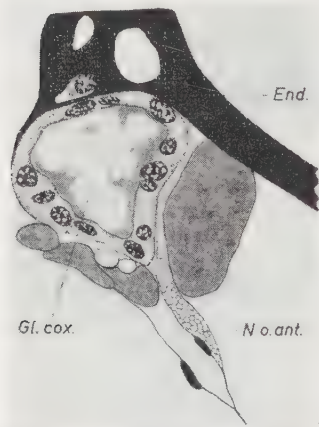


FIG. 25. — Coupe transversale passant au niveau de la glande coxale (*Sitticus* sp.) et montrant le nerf de l'organe antérieur allant au second Organe de Schneider. (Helly, Masson-Foot ; $\times 800$.)

Gl. cox., glande coxale ; End., endosternite ; N. o. ant., nerf de l'organe antérieur = nerf coxal.

Un nerf issu du segment des pédipalpes traverse l'organe antérieur et longe sur la face extérieure le labyrinthe de la glande coxale ; nous le nommons : « nerf coxal » (1). Chaque îlot segmentaire est à son tour traversé par une courte fibre nerveuse qui va rejoindre le nerf coxal (fig. 25).

Celui-ci, après avoir contourné les rebords de l'endosternite, se détache de la glande coxale, se rend aux seconds organes de Schneider, qui, chez les Salticides, se sont écartés du tube digestif pour se placer au bord de l'endosternite. La valeur morphologique de ce nerf n'est pas à dédaigner.

Cette architecture est propre aux Salticides, qui présentent dans leur anatomie bien des caractères archaïques.

4^o Discussions et conclusions. — Les tissus (cellules endocrines et néphrocytes) que nous venons de passer rapidement en revue, chez les Araignées, ont des homologues chez d'autres groupes d'Arthropodes.

Nous croyons pouvoir homologuer avec quelques vraisemblances les néphrocytes aux cellules péricardiales des Hexapodes, cellules mentionnées pour la première fois par F. LEYDIG (1857). Cependant, leur groupement en organe antérieur et leur innervation à partir de ramifications nerveuses issues du ganglion sous-œsophagien rappellent plutôt la glande prothoracique des Insectes (2).

Il serait certainement prématuré d'admettre sans contrôle cette homologie. J. MILLOT (1930), lors de la première description des cellules endo-

(1) Ou « nerf de l'organe antérieur », mais ce qualificatif nous semble trop vague.

(2) Il convient de remarquer cependant que les glandes prothoraciques des Insectes sont d'origine ectodermique ; les cellules endocrines des Araignées sont, par contre, d'origine mésodermique.

crines, souligne leur activité sécrétoire, mais ne tire aucun parallèle entre cette activité et l'exuviation. Nous ne pouvons que nous ranger à l'avis de J. MILLOT, d'autant plus que les cellules endocrines de l'embryon de Dolomède présentent déjà une activité sécrétoire bien avant la première mue intrachorionale. Cette activité se maintient jusqu'à la mort de l'individu, sans qu'un maximum soit observable.

a. Cycle des néphrocytes. — Les néphrocytes subissent au cours du cycle d'intermue d'importantes modifications en étroit rapport avec la fonction excrétrice de ces cellules et les bouleversements du métabolisme au cours de la mue.

En effet, nous avons constaté une transformation remarquablement constante de leurs affinités tinctoriales, deux à trois jours après la mue (suivant la température d'élevage) : de grandes enclaves retenant énergiquement les colorants acides (l'éosine en particulier) apparaissent dans le cytoplasme, mais, au bout de cinq jours environ, disparaissent et redonnent aux néphrocytes leur aspect normal.

Il est certain que cette affinité pour l'éosine est en rapport avec la fonction essentielle des néphrocytes : l'excrétion. On peut supposer qu'ils absorbent, quelques jours après l'exuviation, une substance circulante, dont la libération périodique provoque la mue et serait à l'origine de cette éosinophilie remarquable.

Une explication très séduisante de ce phénomène peut être proposée : les cellules endocrines libéreraient d'une manière continue une substance dans le sang des Araignées (les images histologiques sont la preuve de cette continuité). Ayant atteint le seuil de concentration critique, cette substance circulante agirait sur les tissus (principalement l'hypoderme) et déclencherait la mue. Peu après l'exuviation, les néphrocytes, sensibilisés par cette substance, l'absorberaient. Il n'est d'ailleurs pas impossible que les néphrocytes puissent sécréter aussi une substance agissant sur le mécanisme de la mue, mais nous n'en avons trouvé aucun signe.

Selon cette hypothèse, il existerait une véritable coopération entre cellules endocrines et néphrocytes. Beaucoup d'observations plaident en faveur de cette interprétation :

— Lors de la formation des néphrocytes, le tissu endocrine est prépondérant, les mues larvaires et les premières mues nymphaires s'effectuent à une cadence très vive ; les cycles d'intermue sont très courts, comparés à ceux des nymphes âgées. Il est curieux de constater que, chez ces dernières, le tissu néphrocytaire est devenu plus important que le tissu endocrine chez l'adulte (qui, en principe, n'effectue plus de mue). Le rapport néphrocytes/cellules endocrines est de 5/1. A ce moment, les néphrocytes inhibent toutes les sécrétions des cellules endocrines qui restent actives, mais la substance dont nous avons envisagé l'existence ne parvient jamais à atteindre le seuil critique.

Il est certain que l'étude histologique et particulièrement le rapport entre cellules endocrines et néphrocytes seraient très fructueux chez

certaines Araignées présentant des mues post-nuptiales, telles que les *Nephila* (*Argiopidae*).

Ces deux fonctions (libération et absorption de substance) sont certainement réglées par un centre supérieur. Jusqu'à plus ample information, nous pensons surtout aux cellules ganglionnaires du premier organe de Schneider qui, elles, présentent des variations cytologiques en rapport avec la mue.

b. Comparaison des tissus néphrocytaires et endocrines des Araignées avec les « corps lymphoïdes » de quelques autres Arthropodes. — Nous n'envisagerons pas, sous cette rubrique, la fonction de ces formations, mais bien leur origine et leur anatomie. Nous restreindrons nos comparaisons à quelques types bien connus.

R. HEYMONS (1901) remarque que, chez la Scolopendre, le cordon lymphoïde peut être considéré comme formé d'organes segmentaires rudimentaires, qui se réunissent en perdant leur disposition métamérique. Il constate de plus une nette parenté entre les cellules péricardiales des Insectes, qui appartiennent au tissu lymphoïde, et celles de *Scolopendra* (Chilopode), qui sont toutes du type adipeux. Il en conclut que, chez les Arthropodes, le corps adipeux a pu posséder à l'origine une fonction excrétrice.

W. M. WHEELER (1893), étudiant l'embryon de *Xiphidium* (Orthoptère), décrit un « corps sous-œsophagien », dont l'origine paire aux dépens du mésoderme du segment intercalaire est établie. Cet organe embryonnaire se retrouve d'ailleurs chez *Scolopendra* et présente le même aspect anatomique et cytologique. Ce « corps sous-œsophagien » est éphémère et disparaît chez l'adulte, sa fonction étant reprise par les cordons lymphoïdes segmentaires, d'apparition tardive.

Il nous paraît intéressant de signaler cette formation embryonnaire transitoire chez *Xiphidium* et *Scolopendra*, car elle correspond à ce que nous avons observé chez *Dolomedes*, avec cette seule différence que, chez cette dernière, les cellules initiales ne disparaissent pas, mais, au contraire, persistent sous la forme d'un organe antérieur durant toute la vie de l'animal.

CHAPITRE VI

ANATOMIE DU SYSTÈME NERVEUX CENTRAL

De nombreux travaux traitent de l'anatomie nerveuse des Araignées. Citons simplement les quatre mémoires fondamentaux, qui, en se complétant mutuellement, marquent à chaque fois une époque. Ce sont les travaux de E. BLANCHARD (1860), de G. SAINT-RÉMY (1887) et de B. HANSTRÖM (1919 et 1928).

Dans la partie « Arachnides », malheureusement incomplète, de son *Organisation du règne animal*, E. BLANCHARD étudie avec beaucoup de soin l'anatomie fine de la Mygale. Malheureusement, seule l'étude du système nerveux des appendices a été publiée ; c'est dommage, car l'étude est très complète. L'étude sur le Scorpion est plus étendue et l'on peut dire qu'avec E. BLANCHARD l'anatomie fine des Arachnides a trouvé son premier Maître.

G. SAINT-RÉMY donne une description jusqu'ici inégalée du cerveau des Aranéides. Son œuvre est fondamentale. Il est cependant regrettable que G. SAINT-RÉMY, pour éviter certaines difficultés histologiques, ait disséqué les cerveaux avant de les étudier, c'est pourquoi certaines connexions de nerfs lui ont totalement échappé.

B. HANSTRÖM (1919) précise à l'aide des méthodes de Golgi le travail de son Maître N. HOLMGREN (1916) en ce sens que les connexions entre le cerveau et la masse sous-œsophagiennes sont mises en évidence. Cette étude est alors étendue en 1928 à l'ensemble des Arthropodes.

Le système nerveux central des Araignées est formé par un syncérébron sus-œsophagien et une masse ganglionnaire sous-œsophagienne ; les ganglions primitivement abdominaux viennent s'accoler aux ganglions prosomatiques et, chez l'adulte, ne se trouvent plus dans l'abdomen.

Cette condensation du système nerveux est caractéristique des Chélicérates ; elle montre l'importance de l'étude de l'organogénèse de ce système pour comprendre son anatomie.

Nous étudierons les composants anatomiques du système nerveux central qui sont, d'avant en arrière : le syncérébron, le ganglion des pédipalpes, les ganglions des pattes marcheuses, la *cauda equina*.

A. — SYNCÉRÉBRON

I. — Développement embryonnaire.

Nous avons suivi l'organogénèse du syncérébron chez l'embryon de *Dolomedes Jimbriatus* ; six ébauches de valeurs inégales contribuent à la

formation de ce complexe anatomique. Ce sont, se succédant antéro-postérieurement :

L'ébauche acronale impaire — archicérébron ; l'ébauche optique des yeux principaux ; l'ébauche optique des yeux latéraux ; l'ébauche du ganglion cérébroïde ; l'ébauche du ganglion rostral ; l'ébauche du ganglion chélicérien.

1^o Archicérébron. — La région la première formée est l'ébauche de l'archicérébron ; on la rencontre très tôt (vers le cinquième ou sixième jour). C'est une plaque impaire médiane, ne touchant pas la

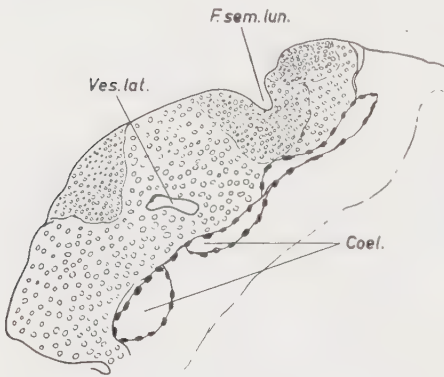


FIG. 26. — Coupe transversale intéressant les fossettes semi-lunaires (F. sem. lun.) et la vésicule latérale (Ves. lat.) d'un embryon de *Dolomedes* (huitième jour du développement). On notera la présence de trois compartiments coelomiques préchélicériens (Coel.). (Duboscq-Brasil, trioxyhém. ferrique ; $\times 200$.)

future région rostrale, située en arrière du sinus antérieur (pl. IV, fig. 4). Des coupes passant par cette région montrent une masse épithéliale impaire, pluristratifiée, qui ne tarde pas d'ailleurs à se disposer en travées régulières ; bientôt, ces cellules épithéliales commencent à bourgeonner un neuropile, lui aussi impair ; c'est à ce moment seulement que les ébauches optiques apparaissent.

Chez les Araignées tétrapneumones, cette ébauche archicébrale impaire est particulièrement nette (1) ; S. et W. SCHIMKEWITSCH (1911) l'ont rencontrée chez des embryons d'*Ischnocolus* sp., en même temps, d'ailleurs, que d'autres ébauches surnuméraires paires

dont la valeur métamérique n'est pas précisée ; chez *Dolomedes*, nous ne pouvons pas confirmer ce second point de l'observation de S. et W. SCHIMKEWITSCH.

Cytologiquement, le cytoplasme des cellules est situé à la périphérie interne de celles-ci, il forme ainsi une bordure plasmatique nette, séparant cette ébauche de la couche mésodermique sous-jacente ; c'est à partir de ce cytoplasme que se forment les fibres donnant le neuropile.

Des embryons de vingt-quatre heures plus âgés montrent déjà une séparation nette entre les cellules hypodermiques et les neuroblastes ; cette rapidité de formation mérite d'être soulignée, car l'ébauche archicébrale impaire est la première à se libérer de l'hypoderme, et ceci bien avant l'inversion.

Ce mode de formation « accélérée » entraîne de remarquables processus histologiques qui vont conduire à l'élaboration de petits neurocytes.

(1) Faute de matériel, nous n'avons pu reprendre l'observation de ces intéressantes Araignées.

2° **Fossettes semi-lunaires** (fig. 26 et 27 ; pl. IV, fig. 5). — Pendant l'organogénèse de l'archicérébron, deux invaginations apparaissent de part et d'autre du territoire acronien : ce sont les fossettes semi-lunaires. Ces dépressions hypodermiques sont le centre d'une intense multiplication de neuroblastes ; ces derniers viennent s'accoler aux cellules archicérébrales. Par suite de cette prolifération extrêmement rapide, l'archicérébron, déjà séparé de l'hypoderme, se trouve refoulé vers l'arrière : ce mouvement ira en s'accroissant au cours de l'organogénèse du cerveau ; par suite de ce basculement passif, le vestige de l'archicérébron se rencontrera chez l'adulte en arrière des masses optiques : c'est le corps central qui occupe cette position.

Quant aux neuroblastes issus des fossettes semi-lunaires, ils donneront la partie antérieure du cerveau et formeront une partie du futur ganglion optique.

3° **Vésicules latérales** (fig. 26 et 27 ; pl. IV, fig. 3 et 6). — Si les fossettes semi-lunaires occupent une position médiane antérieure, les vésicules latérales occupent une position latérale et postérieure par rapport à celles-ci. Ces formations ont été décrites pour la première fois par K. KISHINOUE (1891) ; P. PAPPENHEIM (1903) en a donné une étude très poussée.

Sur le bord médian interne de ces vésicules, on remarque deux boutons (fig. 30).

Les cellules des vésicules latérales prolifèrent dans deux directions : la partie antérieure va s'accoler, par suite des nombreuses mitoses des neuroblastes, à la face latérale externe des massifs de cellules provenant des fossettes semi-lunaires ; elles donneront un territoire optique : le centre des yeux latéraux. La partie postérieure de ce massif en pleine prolifération donnera le volumineux ganglion cérébroïde, qui, d'ailleurs, entre en étroit rapport avec le territoire optique, sous lequel il vient se loger.

P. PAPPENHEIM (1903) admet que le ganglion optique provient des vésicules latérales ; A. KÆSTNER (1951) arrive aux mêmes conclusions (chez les Uropyges) ; seul le premier auteur mentionne les boutons latéraux, sans grands commentaires d'ailleurs.

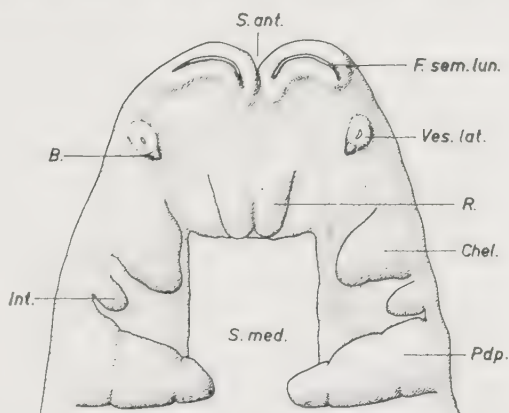


FIG. 27. — Représentation schématique de la face ventrale d'un embryon de *Dolomedes* peu après la réunion des deux ébauches rostrales.

B, bouton latéral (préantennale) ; Chel, appendice chélicérien ; F. sem. lun., fossette semi-lunaire ; Int., appendice du segment « fugace » (?) ; Pdp, appendice du segment des pédipalpes ; R, rostre ; S. ant., sinus antérieur ; S. med., sinus médian ; Ves. lat., vésicule latérale.

Chez la Scolopendre, R. HEYMONS (1901) a trouvé des formations similaires ; ce sont les préantennules. Nous pouvons admettre, à la suite de nos observations chez l'Araignée, que les vésicules latérales et les boutons latéraux correspondent à un somite préantennulaire, dont le neuromère donnera en partie des centres optiques (ceux des yeux latéraux) et le ganglion cérébroïde ; les boutons latéraux correspondraient donc (suivant notre interprétation) à des rudiments d'appendices.

Les boutons latéraux et la question du coelome préantennulaire.

Il se peut fort bien que les boutons latéraux aient déjà été vus chez d'autres embryons d'Arachnides :

A. JAWOROWSKI (1892) reconnaît chez l'embryon de *Trochosa* (*Lycosidæ*) une paire d'appendices préchélériens ; sa description est cependant trop vague pour permettre une homologation.

S. W. POKROWSKY (1899) va jusqu'à signaler deux paires d'ébauches préchélériennes.

S. PEREYASLAWZEWA (1901) signale trois ébauches préchélériennes, possédant chacune un neuromère très net (chez les Uropyges) ; cependant A. KESTNER (1951) réfute cette observation sur le même matériel (1).

Chez *Dolomedes*, nous n'avons pas pu mettre en évidence l'existence de diverticules coelomiques à l'intérieur du bouton latéral, bien qu'au moins *trois sacs coelomiques préchélériens soient parfaitement décelables à ce stade de développement* (fig. 26 ; pl. IV, fig. 7).

Peut-être la fugacité de l'ébauche est-elle responsable de notre observation négative ; en effet, les boutons latéraux après une existence éphémère de quarante-huit heures (au maximum) ne tardent pas à disparaître.

Malgré cet échec, rien ne s'oppose à ce que l'on envisage sérieusement les vésicules latérales comme appartenant à un segment préantennulaire.

4° *Territoire rostral.* Peu d'appendices arachnidiens ont donné lieu à autant de controverses que le rostre devenu tour à tour : antennes 1 (H. VIALLANES, 1893), antennes 2 (A. JAWOROWSKI, 1892), préantennules (S. W. POKROWSKY, 1899), et, plus récemment, labre (B. FIRSTMAN, 1954).

A l'opposé de P. PAPPENHEIM (1903) qui, chez la Dolomède, a vu naître le rostre d'une ébauche impaire, nous pouvons affirmer sur le même matériel qu'il se forme à partir de deux ébauches parabuccales qui, très rapidement, se rejoignent en position préorale (fig. 27). W. SCHIMKEWITSCH (1887), A.-E. LAMBERT (1909) et M. YOSHIKURA (1955) signalent aussi l'origine paire du rostre chez diverses Araignées.

La genèse d'un neuromère rostral individualisé est indiscernable sur

(1) C. DAWYDOFF (1956) vient d'établir la présence d'un segment préantennulaire chez les Diplopodes.

nos préparations (pl. IV, fig. 8) ; la rapidité de croissance des territoires chélicériens et cérébroïdes rend les observations difficiles. Après l'inversion, un centre rostral est cependant indiscutablement présent ; il est formé de deux ganglions pairs, dont les neuropiles se sont rapprochés vers l'avant du stomodéum pour bientôt se souder en une masse impaire ; celle-ci est située à cheval sur le tube digestif ; nous reviendrons plus loin, lors de l'étude du ganglion frontal, sur ce point. Soulignons cependant que la migration des centres rostraux et leur fusion rappellent celles du rostre.

W. SCHIMKEWITSCH (1887) signale un neuromère rostral différencié chez l'embryon d'*Agelena* (*Agelenidæ*) ; il semble bien, comme le souligne P. PAPPENHEIM, que l'auteur russe signale là non le neuromère rostral, mais le neuromère cérébroïde (= optique pour P. PAPPENHEIM).

La question du cœlome préchélicérien est intimement liée à celle du rostre ; il ne fait aucun doute que le premier sac cœlomique préchélicérien soit rostral ; l'anatomie de l'organe adulte montre nettement la présence de fibres musculaires propres au rostre ne pouvant que dériver de ce cœlome.

Appendices, sacs cœlomiques, neuromères rostraux étant présents, il nous semble logique d'admettre la présence d'un somite rostral distinct. Nous reviendrons plus bas sur ces considérations.

5° **Ganglion des chélicères.** — Le ganglion chélicérien appartient au groupe des ganglions sous-œsophagiens, sa genèse le montre nettement et est conforme à ce qui a été décrit à propos de ceux-ci. Il s'accole au cerveau en remontant en position préorale (sans y parvenir complètement), ses commissures restent toutes post-œsophagiennes. Les appendices du segment chélicérien accomplissent une migration spectaculaire et remontent jusqu'à la région oculaire.

6° **Conclusions.** — La simplicité anatomique du cerveau adulte est plus apparente que réelle. La genèse du syncérébron indique sa complexité. Les parties les plus antérieures se forment plus rapidement que les composants situés plus en arrière. Si le processus d'élaboration était plus lent, il ne fait aucun doute que l'on arriverait à beaucoup mieux saisir l'architecture de ce complexe.

Six ébauches participent à la formation du cerveau ; ce sont, d'avant en arrière :

Un élément impair acronal : l'archicérébron appelé à former le corps central ; une paire de formations cérébrales provenant des fossettes semi-lunaires qui donneront les centres des yeux principaux ; une paire de formations cérébrales provenant des vésicules latérales qui donneront les centres des yeux latéraux ; un neuromère vrai (= préantennulaire) donnant le ganglion cérébroïde ; un neuromère rostral ; un neuromère chélicérien.

II. — Anatomie.

1. — LES NERFS OPTIQUES ET LEURS CENTRES.

La partie supérieure du cerveau est occupée par la région optique. Celle-ci émet des nerfs allant aux organes de la vision. Nous étudierons successivement les nerfs optiques et leurs centres, en insistant tout particulièrement sur les trajets des nerfs, les centres ayant été étudiés avec beaucoup de soins par G. SAINT-RÉMY (1887) et B. HANSTRÖM (1919).

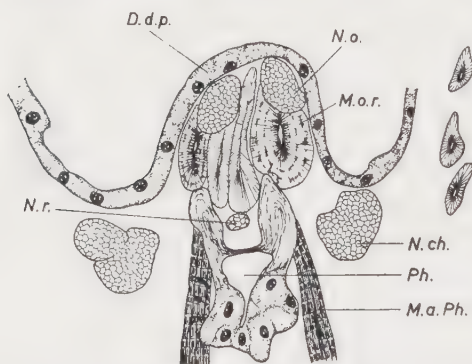


FIG. 28. — Coupe transversale intéressant la région précérébrale (*T. atrica*). On reconnaît les différents nerfs. (Bouin-Prenant ; $\times 200$.)

M. a. Ph., muscles abaisseurs du pharynx ; *M. o. r.*, muscles obliques du rostre ; *N. ch.*, nerf chélicérien ; *N. o.*, nerf optique ; *N. r.*, nerf du rostre ; *D. d. p.*, diverticule digestif prosomatique ; *Ph.*, pharynx.

versale de chaque nerf nous montre la dualité de formation de celui-ci : chaque nerf est formé par trois faisceaux de fibres juxtaposés (allant aux yeux latéraux) surmontés par un faisceau impair (allant à l'œil médian antérieur).

À l'aplomb du pharynx, ces deux nerfs fusionnent en un seul tronc optique impair ; cependant, sur des coupes transversales un neurilemme conjonctif dense sépare encore transversalement celui-ci, trahissant ainsi sa double origine.

Le nerf optique pénètre alors à l'intérieur des puissants faisceaux musculaires dorso-ventraux, et c'est à l'intérieur de ceux-ci qu'il va cheminer jusqu'à la région du bandeau oculaire.

Les modifications de structure de ce nerf impair sont intéressantes à suivre. À l'aplomb de l'apodème rostral antérieur, le nerf optique est nettement comprimé latéralement, sa partie inférieure fortement rétrécie par rapport à la partie supérieure. Ce rétrécissement est dû à la présence d'un vaisseau sanguin accolé à la paroi inférieure et enve-

Nos observations ont porté essentiellement sur des Tégénaires, mais nous avons retrouvé les mêmes particularités chez toutes les Araignées que nous avons pu étudier ; les différentes familles présentent de minimes variations.

a. Trajet des nerfs optiques.

— Deux nerfs optiques sortent de la face antérieure du cerveau, un peu au-dessus des nerfs chélicériens. Dès leur sortie, ils sont surmontés par un diverticule médian impair de l'intestin prosomatique (fig. 28). Ils traversent alors un massif très dense de néphrocytes en se rapprochant l'un de l'autre. Une coupe trans-

loppé dans le neurilemme commun. On sait que chez l'Araignée chaque tronc nerveux est accompagné d'un vaisseau sanguin. Celui-ci envoie des ramifications en forme d'Y inversé vers les deux nerfs chélicériens, ou, plus exactement, vers les vaisseaux sanguins satellites des nerfs chélicériens. Pour y parvenir, ces ramifications longent les larges fibres musculaires dorso-ventrales, qu'elles irriguent en partie.

Au niveau des chélicères, le nerf optique présente une structure intéressante : il est composé de huit fibres distinctes qui vont chacune innervier l'un des huit yeux de la Tégénaire (fig. 29).

Les trois faisceaux inférieurs vont aux yeux latéraux droits, les trois suivants dans les yeux latéraux gauches ; quant aux deux faisceaux supérieurs, ils innervent les yeux médians.

Au niveau de l'apodème antérieur chélicérien, le vaisseau sanguin inférieur a disparu, mais il est remplacé par un endochondrite cartilagineux formant un véritable support du nerf.

Les yeux latéraux et les yeux médians antérieurs ne sont pas innervés d'une manière identique. Les six faisceaux de fibres inférieurs pénètrent directement, après s'être bien entendu séparés, dans la masse oculaire. Les deux faisceaux destinés aux yeux médians antérieurs abordent les masses oculaires non pas par l'arrière, mais par leur partie latérale interne commune.

Si la question de l'innervation des yeux médians antérieurs ne soulève aucun problème, il n'en est pas de même pour celle des yeux latéraux. On peut, en effet, légitimement se demander si ces fibres optiques ne présentent pas un chiasma (à l'instar du nerf optique des Vertébrés). D'après ce que nous avons observé, nous ne croyons pas à la présence d'un chiasma des fibres optiques, mais des échanges de fibres entre faisceaux d'un même groupe (groupe des yeux latéraux, par exemple) sont fort vraisemblables. Les fibres des yeux médians conservent une très grande indépendance et ne contractent aucun rapport avec les fibres des yeux latéraux.

b. Yeux médians et yeux latéraux. — On sait depuis fort longtemps que les yeux médians antérieurs ont une structure fort différente des

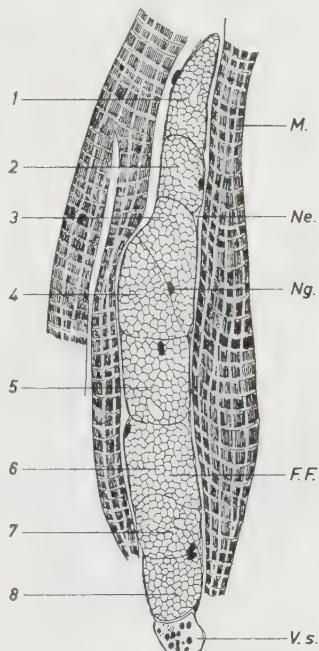


FIG. 29. — Coupe transversale du nerf optique (*T. derhami*) à l'aplomb des chélicères. (Flemming, Prenant ; $\times 1\,000$.)

FF, faisceaux de fibres ; M, muscles dorso-ventraux ; Ne, neurilemme ; Ng, noyaux gliaux ; Vs., vaisseau sanguin ; 1, 2, faisceaux des yeux médians ; 3, 4, 5, faisceaux des yeux latéraux gauches ; 6, 7, 8, faisceaux des yeux latéraux droits.

yeux latéraux ; ce sont des yeux directs (rhabdomes dirigés vers l'extérieur), alors que les seconds sont des yeux indirects (rhabdomes dirigés vers l'intérieur) (E. WIDMANN, 1908 ; H. HOMANN, 1951). Cette différence structurale est doublée d'une différence anatomique. Les yeux médians antérieurs ont une musculature propre, alors que ceux du second groupe en sont totalement dépourvus.

Contrairement à l'opinion classique, ces muscles oculaires ne s'insèrent pas sur le fond de l'œil, mais bien sur la face latérale antérieure de ceux-ci. Ce sont des muscles faibles, s'insérant en éventail sur la chitine du bandeau oculaire. Leur dilatation et leur contraction ne peuvent amener qu'une faible modification de l'orientation de l'œil, ou plus exactement des yeux, car ceux-ci sont soudés chez la Tégénaire. Nous nous demandons si leur action peut amener une modification de la vision. Peut-être servent-ils essentiellement à la vision rapprochée (maintien des proies), mais nous n'en avons aucune preuve.

L'innervation de ces faisceaux de muscles est assurée par de très fines ramifications émanant du nerf des yeux médians antérieurs.

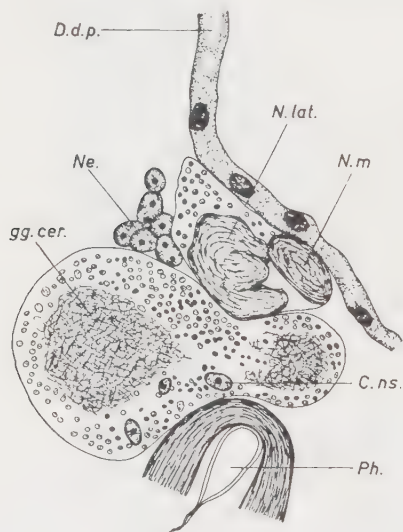


FIG. 30. — Coupe transversale de la région de sortie du nerf optique droit du cerveau (*T. derhami*). (Helly, Masson-Foot ; $\times 800$.)

D. d. p., diverticule digestif prosomatique ; C. ns., cellules neurosécrétrices chélicériennes (type A) ; Ne., néphrocytes ; N. lat., nerf optique latéral ; N. m., nerf optique médian.

La présence de ces muscles accentue la différence entre les deux groupes oculaires. Leur physiologie est, elle aussi, différente.

C'est au cours de ses remarquables études sur les Araignées cavernicoles que L. FAGE (1931) souligne la disparition presque générale du groupe des yeux principaux (= médians antérieurs), alors que les yeux accessoires (= latéraux) ne subissent qu'une régression très faible, ou alors, s'ils

disparaissent, s'estompent bien après le groupe des yeux principaux (1). Ceci montre une réceptivité différente des deux groupes d'yeux aux influences du milieu, trahissant ainsi une différence physiologique profonde.

L'embryologie plaide dans le même sens. On sait depuis P. PAPPENHEIM (1903) que les yeux latéraux proviennent directement de l'ébauche optique, alors que les yeux médians antérieurs sont secondairement induits et qu'en fait la genèse de ces yeux se fait tout à fait indépendamment de celle du cerveau.

(1) Étudiant le Scorpion aveugle *Belisarius Xambeui* E. S., M. VACHON (1944) arrive à des conclusions similaires ; les yeux médians antérieurs disparaissent avant les yeux latéraux. Ceci n'est pas le fait d'une simple convergence physiologique, mais correspond bien à une organogénèse identique (arachnidienne) chez les représentants de deux ordres voisins.

Il convient donc de souligner la différence profonde entre les deux groupes d'yeux chez les Araignées, cette diversité trahissant une origine dissimilable.

c. **Centres optiques.** — Ces centres ont été étudiés avec beaucoup de soins par G. SAINT-RÉMY (1887) et B. HANSTRÖM (1919, 1928). Nous relatons ici nos observations sur les trajets intracérébraux des nerfs optiques.

On peut diviser le ganglion optique des Araignées en deux centres : le centre des yeux médians antérieurs, qui se trouve au sommet du cerveau, et le centre des yeux latéraux, placé juste sous le premier ; les deux réunis forment les « ganglions optiques » (pl. II, fig. 5).

Dès sa sortie, le nerf manifeste sa nature double. Des coupes nous le montrent nettement divisé en deux parties : la partie supérieure correspondant aux nerfs médians antérieurs ; la partie inférieure aux nerfs des yeux latéraux. Dès sa pénétration dans le neurilemme cérébral, chaque nerf optique se divise en deux branches se rendant chacune à leur centre (fig. 30 et 31).

Centre des nerfs médians antérieurs. — Dès son entrée dans le cerveau, le nerf médian antérieur, bien qu'au contact de nombreuses cellules ganglionnaires, ne contracte aucun rapport avec ces cellules. Il remonte légèrement vers la partie latérale du centre optique. Des coupes horizontales montrent nettement trois ramifications centripètes.

La *première* se situe vers le tiers antérieur du trajet. Après un très court parcours vers l'avant et vers le bas, elle pénètre dans une masse de substance ponctuée : la couche médullaire supérieure.

La *seconde* bifurque en direction centripète. Vers la fin du trajet, elle descend légèrement pour rejoindre sa symétrique et former une commissure postérieure située en avant du corps central.

La *troisième* ramification ne mérite déjà plus ce nom, c'est la prolongation du nerf qui se rend, après avoir longé la périphérie du cerveau, dans la partie latérale du corps central.

La couche médullaire supérieure entre en communication par sa partie postéro-inférieure avec la masse optique des yeux latéraux ; le corps central est commun aux deux centres et se situe en arrière de ceux-ci.

Une lame de neurilemme pénètre entre la couche médullaire supérieure et le centre des yeux latéraux. Cette couche horizontale, très mince, est difficile à observer. En effet, chez certaines Tégénaires, cette lamelle

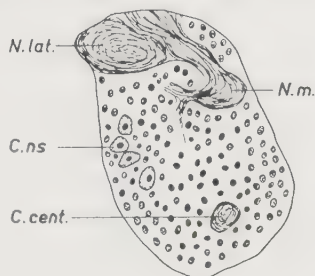


FIG. 31. — Coupe horizontale de la partie supérieure du cerveau, intéressant la région optique droite (*Tegenaria* sp.). (Bouin. Prenant ; $\times 300$.)

C. cent., neuropile du corps central ; *C. ns.*, cellules neurosécrétrice (type A) ; *N. lat.*, nerf des yeux latéraux ; *N. m.*, nerf des yeux médians.

(à peine soupçonnable) tend à disparaître. Il faut, fort vraisemblablement, rapporter cette différence de taille aux variations en épaisseur du neurilemme que nous avons déjà eu l'occasion de citer.

Nous attachons une grande importance morphologique à la présence de cette lamelle.

Centre des nerfs latéraux. — Contrairement au nerf médian antérieur, le nerf latéral, dès sa pénétration dans le cerveau, donne une masse de neuropile assez volumineuse : c'est la couche médullaire inférieure. Ce neuropile est, comme nous venons de le voir, séparé des cellules du centre des yeux médians antérieurs par une fine cloison conjonctive ; le nerf latéral pénètre dans l'écorce ganglionnaire et contracte immédiatement des rapports avec la couche médullaire inférieure, puis avec la commissure principale ; finalement, trois fibres, nettement distinctes, pénètrent dans le corps central. La fibre la plus externe aborde le corps central la première, par la face antérieure de celui-ci les deux autres pénètrent plus bas. Ces fibres ne semblent pas entrer en contact avec la commissure principale. Nous ne pouvons pas non plus dire si ces trois fibres correspondent aux fibres des trois yeux latéraux ; cependant, la coïncidence nous paraît étrange.

Toute cette zone cérébrale est traversée par de nombreux faisceaux de fibres, assurant les rapports avec les autres centres nerveux. Leur origine est à rechercher dans les couches de cellules dorsales et latérales. Ces fibres peuvent être suivies pendant leur trajet. C'est ainsi que B. HANSTRÖM (1919) donne des précisions sur ces connexions. Les cellules ganglionnaires formatrices du corps central appartiennent toutes à un seul type très particulier de cellules ganglionnaires : les petits neurocytes.

d. **Conclusion.** — Nous résumerons nos observations sur les nerfs optiques et leurs centres de la façon suivante :

Les deux groupes de nerfs (yeux principaux et yeux latéraux) ne pénètrent pas en même temps dans le cerveau : les fibres des yeux principaux passent au-dessus de celles des yeux latéraux.

Deux centres optiques forment le ganglion optique.

La partie antérieure de ces deux formations est séparée de sa voisine par une mince lame de neurilemme.

Les deux centres optiques forment en commun : la commissure antérieure et la commissure postérieure ; toutes les deux envoient des fibres dans le corps central.

Des fibres, particulièrement visibles, issues des couches ganglionnaires supérieures pénètrent dans le neuropile par des points privilégiés (*Einstrahlungspunkte* de B. HANSTRÖM). Les fibres ainsi formées assurent les connexions entre les différents centres.

Les cellules neurosécrétrices adoptent une répartition en accord avec cette interprétation (R. LEGENDRE, 1956, b).

Il n'est pas illogique de voir dans le ganglion optique des Araignées un organe de structure double. Beaucoup d'arguments plaident en faveur de cette thèse : ils sont aussi bien anatomiques, histologiques, embryolo-

logiques que physiologiques. C'est d'ailleurs la multiplicité des preuves avancées qui nous engage à reconnaître dans le ganglion optique deux centres, qu'il serait certainement imprudent de vouloir rapporter à tel ou tel segment.

2. — GANGLION CÉRÉBROÏDE.

Le ganglion cérébroïde, situé entre les centres optiques qui le recouvrent et les ganglions rostraux et chélicériens qu'il surmonte, ne donne naissance à aucune fibre nerveuse sortant du cerveau. Il entre cependant en contact avec les différents centres par de puissants faisceaux de fibres à trajet interne, et affirme de ce fait son importance en tant que ganglion de coordination. Son nom de cérébroïde est exact, car nous croyons voir en lui un des centres de la vie psychique des Araignées, rôle qu'il partage fort vraisemblablement avec le corps central.

Deux fines cloisons conjonctives horizontales le séparent des ganglions voisins. Celle du haut traverse toute l'écorce ganglionnaire et ne s'arrête qu'au neuropile, le séparant ainsi des centres optiques. La cloison inférieure est plus allongée et s'étend plus vers l'arrière, le séparant ainsi des masses rostrales et chélicériennes.

3. — CENTRES ROSTRAUX.

Peu d'organes ont soulevé d'aussi grandes polémiques que le rostre et les centres rostraux des Arachnides. Certains auteurs leur accordent une valeur segmentaire, d'autres leur dénie toute individualité. En fait, si le rostre lui-même apparaît comme un organe vestigial, les centres rostraux, tels qu'ils se présentent chez l'Araignée adulte, méritent attention. Comprimés entre les ganglions cérébroïdes, rejetés à l'avant du tube digestif, flanqués latéralement des ganglions chélicériens, ces organes sont situés aux confins du cerveau et de la masse nerveuse sous-œsophagienne, et prennent, de ce fait, une très grande importance.

Nous avons étudié la structure du territoire nerveux rostral chez l'adulte (pl. III, pl. IV, fig. 1) où cette région est fort complexe (par suite de l'augmentation en volume du neuropile) et, de ce fait, difficile à interpréter. C'est pourquoi nous avons préféré nous adresser à des embryons proches de l'éclosion. Avec ce matériel, les techniques d'imprégnation argentique (1) ne sont pas nécessaires pour mettre en évidence le trajet de certaines fibres. Une bonne fixation topographique (Bouin, Duboscq-Brasil), suivie d'une bonne coloration, suffit amplement. Le système nerveux présente à ce stade une structure simple, presque schématique, facilitant hautement l'interprétation pour laquelle les coupes transversales se sont avérées les plus intéressantes.

(1) Réussissant d'ailleurs très bien.

a. *Étude du ganglion rostral chez la prélarve (Dolomedes fimbriatus, Tegenaria atrica).* — Chez la prélarve proche de l'éclosion, les cellules ganglionnaires rostrales se rencontrent au-dessus du pharynx, au niveau de la courbure, à 90° de ce dernier. La masse des cellules rostrales épouse la forme du conduit digestif et prend l'aspect d'un U renversé (pl. IV, fig. 1). Aucun neurilemme ne sépare ces cellules des cellules avoisinantes. Nous accordons cependant une très grande importance à une cloison conjonctive sagittale, bien visible sur les coupes transversales et séparant en deux parties la masse nerveuse formant le cerveau. Cette cloison conjonctive est la seule à être visible à ce stade, car les régions optiques,

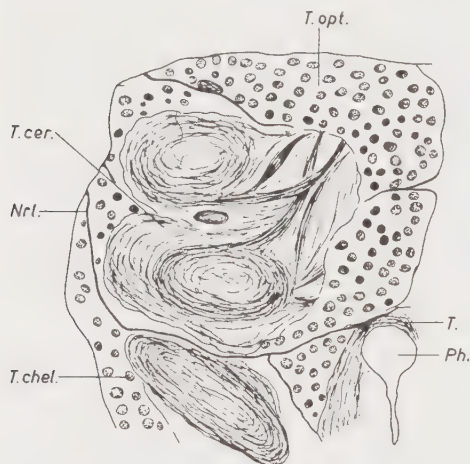


FIG. 32. — Coupe transversale au niveau de la partie droite du cerveau de *T. derhami*. (Bouin, hémat. chromique-phloxine; $\times 200$.)

Ph., pharynx; Nrl., neurilemme; T., territoire rostral; T. chel., territoire chélicérien; T. cer., territoire cérébroïde; T. opt., territoire optique.

chélicériennes, cérébroïdes et rostrales ne sont nullement séparées l'une de l'autre par un neurilemme. Cependant, on peut facilement les reconnaître par la présence d'îlots de neuropile caractéristiques (voir R. LEGENDRE, 1956, e).

Le neuropile rostral dans sa région antérieure est, lui aussi, séparé en deux parties, mais cette séparation s'estompe rapidement vers l'arrière, où la masse neuropilienne rostrale ne forme plus qu'une masse impaire, courbée en fer à cheval au-dessus du pharynx. Cette séparation des régions antérieures peut être interprétée comme un rappel d'une double origine des centres rostraux. Cette observation renforce notre conception de la valeur

segmentaire du neuromère rostral (R. LEGENDRE, 1956, e). En effet, si le centre rostral était d'origine impaire (comme le veut N. HOLMGREN, 1920), il serait difficile d'expliquer la présence de cette cloison conjonctive médiane séparant en deux l'avant du ganglion. Si le ganglion rostral provenait d'un bourgeonnement dorsal de la paroi du stomodéum, la cloison conjonctive devrait s'arrêter au-dessus de la masse des cellules ganglionnaires rostrales et la contourner par la périphérie et non les séparer en deux lots égaux.

On peut, bien entendu, invoquer une origine particulière de cette lame conjonctive. Dans ce cas, il serait fort difficile d'expliquer sa présence entre les autres ganglions cérébraux, eux aussi d'origine paire.

De plus, à ce stade, le cerveau n'est pas cloisonné vers l'extérieur, rien ne le sépare des tissus voisins; il n'y a pas encore de neurilemme diffé-

rencié ; seules quelques cellules endocrines se rencontrent entre le système nerveux et la paroi du corps.

Quant aux cellules de la paroi pharyngienne, elles sont très nettement délimitées et facilement reconnaissables des cellules nerveuses, de sorte qu'aucune confusion n'est possible.

Sur des coupes passant plus en arrière, nous trouvons le neuropile rostral impair couvrant dorsalement la paroi pharyngienne. Il est flanqué latéralement des deux masses antérieures du neuropile chélicérien. Un peu plus à l'arrière, le neuropile rostral et le neuropile chélicérien se fusionnent.

b. Connexions nerveuses. — Un faisceau de fibres extrêmement puissant quitte le ganglion rostral et se dirige vers la partie antérieure du ganglion des pédipalpes. En cours de route, un paquet de fibres quitte le faisceau et remonte latéro-dorsalement à la partie antérieure du ganglion des chélicères (visible sur les photographies 4 et 5 de la planche III). A l'intérieur du ganglion rostral, dans la zone médiane du neuropile, se rencontrent trois paires de cordons fibrillaires denses qui se dirigent d'avant en arrière, et parallèlement au jabot aspirateur.

1° *Le faisceau externe.* — Les deux faisceaux externes se prolongent vers l'arrière et donnent des ramifications allant au neuropile chélicérien. On les voit quitter ensuite le cerveau en ayant conservé une remarquable individualité pendant leur trajet intracérébral (fig. 32). Peu avant la sortie du neuropile rostro-chélicérien, ils reçoivent des fibres provenant de la partie inféro-latérale du ganglion chélicérien. Les deux racines ainsi fusionnées donnent le nerf principal du premier organe de Schneider.

Vers l'avant, ce faisceau externe ne se prolonge point et se jette immédiatement dans la couche des neurocytes rostraux.

2° *Le faisceau interne.* — Les deux faisceaux internes vont donner à l'avant le nerf pair du rostre et vers l'arrière le nerf pharyngien (pl. III, fig. 7).

3° *Le faisceau impair.* — Situé au-dessus du tube digestif, ce faisceau impair donne à l'avant la branche impaire du nerf du rostre et vers l'arrière le nerf récurrent (pl. III, fig. 2). Il convient de rattacher tout le système du faisceau impair au ganglion frontal absorbé par les ganglions rostraux. Nous reviendrons sur ce point lors de l'étude du système nerveux sympathique.

Vers l'arrière, le ganglion rostral entre en connexion avec les ganglions optiques et cérébroïdes et se fusionne presque totalement avec le ganglion chélicérien. Le centre rostral perd alors son indépendance, rendant le terme de « neuropile rostro-chélicérien » parfaitement exact.

L'étude de la région postéro-inférieure du cerveau est intéressante et mérite toute notre attention (fig. 43). Des coupes sagittales nous révèlent la présence de quatre bourrelets de cellules ganglionnaires en étroite liaison avec le système de la chaîne ventrale paire. Il est fort possible que le plus antérieur de ces îlots corresponde à une plage que l'on peut vraisemblablement rattacher (mais sous réserve) au territoire rostral.

En résumé, le ganglion rostral est un organe composite, formé de deux ébauches : les neuromères rostraux, d'une part, et le ganglion frontal, d'autre part. Ce dernier disparaît totalement dans la masse nerveuse, de sorte que, chez l'adulte, il n'est pas individualisé. Cependant, il convient de lui attribuer le système sympathique dorsal impair, nerf récurrent et nerf impair du rostre. Soulignons, pour terminer, l'importance morphologique considérable du neuromère rostral.

c. *Quelques mots à propos de la « glande » du rostre.* — A l'avant du rostre se trouve une dépression hypodermique paire, en forme de bissac, que l'on considère classiquement, depuis A. WASMANN (1846), comme une « glande ».

Nous avons envisagé, dans un travail antérieur (1953, *a*), de préciser expérimentalement le rôle de cet organe. Nos résultats nous incitent à le

considérer plutôt comme un organe sensoriel que comme un organe glandulaire. Le terme de « glande » est inexact. Il serait certainement plus juste de qualifier cette formation de « plage sensorielle ». Nous admettons que cette plage est d'origine acronienne et qu'elle s'incorpore passivement au rostre durant l'organogénèse de ce dernier.

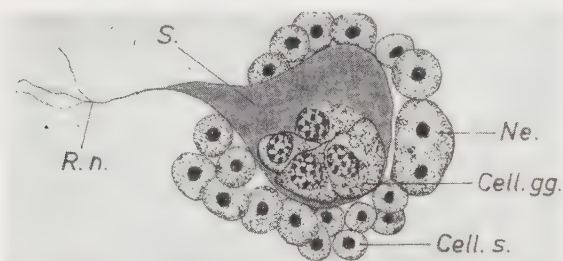


FIG. 33. — « Organe rostral » du rostre de *Tegenaria derhami*. (Helly, Masson-Foot ; $\times 800$.)

Cell. gg., cellules ganglionnaires ; Cell. s., cellules sanguines ; Ne., néphrocytes ; R. n., ramification nerveuse ; S., sécrétion (?).

Ce rapport n'est pas

exceptionnel dans la série des Articulés. On connaît des précédents surtout chez les Insectes inférieurs (J.-R. DENIS, 1928 ; J. CHAUDONNET, 1950). D'après ces auteurs, il existe un rapport certain chez tous les Arthropodes entre le système du ganglion frontal et les territoires sensoriels acroniens. Chez les Collembolés, ces formations acronales sont d'allure hypodermique et logées dans la région du clypéo-labre (J.-R. DENIS, 1928). Nous avons montré, de notre côté, que la « glande » du rostre est, chez l'Araignée, essentiellement hypodermique. Cette similitude ne doit pas être négligée. On sait, en effet, que le domaine acronien est un héritage ancestral arthropodien très lointain.

d. « *Organe rostral* ». — Nous avons découvert, sur le trajet du nerf rostral, un peu après que celui-ci eut quitté les dilatateurs latéraux rostraux, un renflement ganglionnaire dont le rôle et la signification nous échappent totalement. Pour éviter toute confusion, nous le qualifions d'*organe rostral* (fig. 33 ; pl. I, fig. 6).

Ce petit ganglion s'étend sur une longueur de 50μ et est allongé dorso-

ventralement en forme de bourse. Il est enveloppé dans un neurilemme banal, son apex est colonisé par quatre grandes cellules ganglionnaires typiques qui reçoivent des fibres issues du nerf rostral. Celles-ci envoient même quelques fibrilles très courtes vers un amas très dense de néphrocytes.

Les lacunes de ce « ganglion » sont remplies d'une substance homogène colloïdale retenant l'hématoxyline ferrique et les colorants basiques. On ne peut confondre cette substance avec un produit de neurosécrétion, dont les affinités tinctoriales sont différentes. Cette masse ne se retrouve pas à l'extérieur de l'organe, elle ne chemine point non plus le long des fibres nerveuses.

Il nous paraît difficile d'attribuer un rôle physiologique quelconque à cette formation. Quant à son rôle morphologique, il est difficile à préciser chez les Aranéides. Il ne fait cependant aucun doute que cette formation appartienne au système du ganglion frontal. Des recherches ultérieures sur d'autres Arachnides apporteront peut-être d'utiles précisions.

e. **Trajet du nerf rostral.** — Le nerf rostral est un nerf impair, composé à l'origine de trois branches (fig. 34). Les branches paires, que nous avons rencontrées dans le neuropile rostral, forment les composants segmentaires, auxquels vient s'adjoindre un tronc impair appartenant fort vraisemblablement au système du ganglion frontal (sympathique impair).

Le nerf rostral va tout d'abord suivre la paroi dorsale du stomodéum (fig. 28 ; pl. III, fig. 9). Au point de rencontre avec les muscles tenseurs-ventraux du pharynx antérieur, il se divise en trois branches. Son trajet devient alors fort difficile à suivre. Nous avons vu deux branches très courtes se diviser et aller innervier les muscles suspenseurs dorso-ventraux précités. Il semble bien que les ramifications aillent aussi innervier les muscles obliques du rostre.

Le tronc impair résultant de ces départs contourne les dorso-ventraux (généralement sur le côté droit de ces muscles), puis s'infiltré entre la partie basale des dilatateurs obliques du rostre et pénètre dans celui-ci. Il se rend alors aux muscles dilatateurs longitudinaux du rostre et les longe sur leur partie inférieure. Il émet plusieurs fibrilles, innervant ces faisceaux, c'est d'ailleurs la seule innervation que nous avons pu noter pour ce groupe de muscles. On peut considérer ces dilatateurs longitudinaux comme des organes purement rostraux. Ils provoquent, soit par dilatation, soit par rétraction de la base du rostre, une décontraction ou une turgescence de cet organe.

Après avoir innervé ces muscles, le nerf rostral se divise en deux petites branches qui vont s'épanouir sur les deux sacs de la glande rostrale.

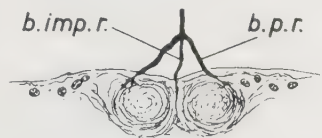


FIG. 34. — Coupe horizontale au niveau des ganglions rostraux de *T. derhami*, montrant le nerf rostral se divisant en trois branches. (Duboscq - Brasil, Prenant ; $\times 200$.)

b. imp. r., branche impaire du nerf rostral ; *b. p. r.*, branche paire du nerf rostral.

Cette ramification fait nettement réapparaître la parité d'origine de ce nerf. Quant au composant impair du nerf rostral, il innerve l'« organe rostral » précédemment décrit.

f. Étude anatomique du rostre. — En 1953, nous avons déjà donné quelques précisions sur l'anatomie du rostre. L'étude de la musculature permet d'éclaircir ses rapports avec les autres organes.

Au niveau de la jonction postéro-latérale des chélicères et de la région rostrale supérieure se situe un apodème chitineux, de forme particulière, servant d'insertions à de nombreux faisceaux musculaires. Orientée horizontalement dans le sens antéro-postérieur, la forme générale de cet apodème est courbe, creusée à l'arrière par une large encoche permettant le passage des muscles dorso-ventraux.

Sur nos reconstitutions de coupes sériées (*Tegenaria derhami*), nous distinguons sur cet apodème quatre insertions musculaires paires et une impaire (fig. 35).

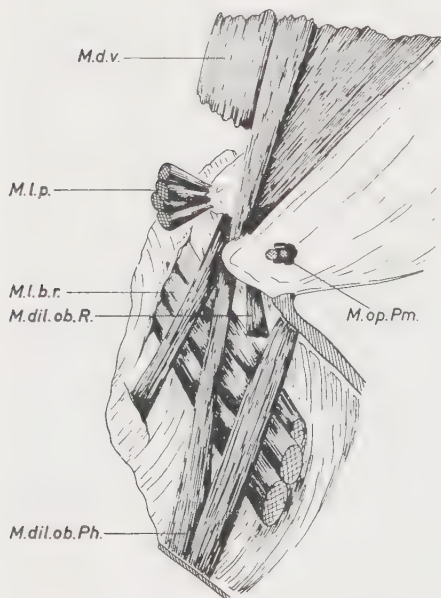


FIG. 35. — Reconstitution de l'apodème rostral antérieur de *Tegenaria atrica*.

MUSCLES PAIRS : *M. dil. ob. Ph.*, muscles dilateurs obliques du pharynx ; *M. dil. ob. R.*, muscles dilateurs obliques du rostre ; *M. l. p.*, muscles longitudinaux paires ; *M. op. Pm.*, muscles de l'apodème des pattes-mâchoires. **MUSCLES IMPAIRS :** *M. d. v.*, muscles dorso-ventraux ; *M. l. b. r.*, muscles longitudinaux basi-rostraux.

Muscles paires. — *a.* Un groupe de muscles assez faibles s'insère sur le bord externe de l'apodème. Ce sont des muscles obliques allant s'insérer en avant des muscles dorso-ventraux médians sur la gouttière pharyngienne ; ce sont les muscles dilateurs obliques antérieurs du pharynx. Leur trajet les fait passer en arrière des muscles longitudinaux basi-rostraux et en dessous des dilateurs obliques du rostre.

Chaque faisceau est composé d'environ une dizaine de fibres au maximum.

b. Les muscles dilateurs obliques du rostre s'insèrent, eux aussi, sur l'apodème rostral. Cette insertion se situe à mi-chemin entre l'insertion des dilateurs obliques pharyngiens et l'échancrure médiane. Après être passés au-dessus des dilateurs pharyngiens, ils vont s'insérer sur la paroi latérale (basi-rostrale) du rostre. Ce faisceau est extrêmement faible.

c. De part et d'autre de l'échancrure médiane s'insèrent deux très puissants faisceaux musculaires. Ces fibres se dirigent vers l'arrière, où ils longent de part et d'autre le pharynx ; en remontant légèrement, ils passent alors au-dessus du nerf sensoriel des pédipalpes, contournant ensuite la masse nerveuse sous-œsophagienne, et vont s'insérer à l'avant des branches montantes de l'endosternite prosomatique.

Ces muscles puissants jouent certainement un rôle assez important dans l'acte de nutrition, leur contraction relevant certainement le rostre et permettant ainsi une plus grande ouverture de l'orifice buccal. Ce sont des muscles longitudinaux paires.

d. Si les trois insertions précitées étaient toutes ventrales par rapport à l'apodème, la quatrième est située dorsalement. Un faible faisceau musculaire se dirige vers l'apodème des pattes-mâchoires sur lequel il s'insère. Ce sont des muscles faibles à trajet relativement court.

Muscles impairs. — Cette dénomination est erronée, mais pratique. L'insertion impaire se situe en avant de l'échancrure médiane et deux faisceaux musculaires dorso-ventraux y participent. Ils ne sont composés que de quelques fibres (six au maximum). Les dorso-ventraux du même groupe ayant un trajet plus caudal passent par l'échancrure médiane de l'apodème sans s'y fixer. Ces muscles dorso-ventraux à insertion rostrale impaire peuvent facilement être suivis : ils remontent vers la région optique, sans qu'il soit possible de leur assigner une zone d'insertion précise. On les voit, en effet, s'épanouir en éventail et s'insérer de part et d'autre des dorso-ventraux médians sur la paroi dorsale du prosoma.

Innervation. — L'innervation de ces muscles n'est pas facile à observer. Le nerf rostral, par exemple, ne contracte que quelques faibles relations avec ces faisceaux musculaires, dont l'innervation est assurée avant tout par les nerfs chélicériens.

Deux petits nerfs pairs quittent le trajet du nerf chélicérien à l'aplomb de la bouche. Ces deux nerfs vont innerver par quelques ramifications les muscles rostraux latéraux pairs, ainsi que la base des muscles obliques dorso-ventraux. Une série de fibrilles extrêmement ténues innervent la base des muscles longitudinaux pairs. Quant aux puissants muscles dorso-ventraux allant s'insérer sur le pharynx, ils sont innervés par deux ramifications internes des deux nerfs chélicériens, ramifications qui se réunissent au centre de ces faisceaux et les accompagnent sur tout leur trajet antéro-postérieur, parallèlement à celui des nerfs chélicériens, formant ainsi une branche interne impaire.

Remarquons, pour terminer, que toutes ces fibres nerveuses sont enrobées dans une nappe de néphrocytes extrêmement dense.

4. — NERFS CHÉLICÉRIENS ET LEURS CENTRES.

Le ganglion chélicérien, d'origine sous-œsophagienne, vient s'appliquer de part et d'autre du pharynx où sa partie postéro-latérale interne se soude aux parties postéro-latérales externes du ganglion rostral. Il est en connexion, vers le haut, avec le ganglion cérébroïde et, vers le bas, avec les ganglions sous-œsophagiens. Il émet deux paires de nerfs qui sont, à l'avant, le nerf des chélicères et, vers l'arrière du cerveau, un tronc impair qui se divise rapidement en deux, chaque branche allant innerver une portion de la musculature de la glande à venin. Nous allons tout spécialement nous intéresser aux trajets de ces deux nerfs. L'anatomie interne du ganglion a été étudiée par G. SAINT-RÉMY (1887) et B. HANSTRÖM (1919).

a. *Nerf des chélicères.* — Les nerfs chélicériens sortent du ganglion chélicérien par la face antérieure de celui-ci. Ils se trouvent en dessous

des nerfs optiques. Après avoir traversé une plage de néphrocytes, ils viennent se placer de part et d'autre de la gouttière pharyngienne, à la hauteur du nerf rostral impair (fig. 28). Ils longent ensuite les puissants muscles dorso-ventraux qu'ils innervent sur toute leur longueur. Un puissant faisceau de fibres les quitte pour aller se perdre dans le muscle oblique des chélicères, contournant par le dessous la glande à venin.

Une section transversale d'un nerf chélicérien montre qu'il est formé par la réunion de trois faisceaux de fibres annonçant une division ultérieure en trois faisceaux libres :

Le premier longe la partie terminale de la glande à venin jusqu'au doigt mobile des chélicères qu'il innerve.

La seconde ramification assume l'innervation de la musculature interne de l'appendice chélicérien.

La troisième ramification reste prosomatique et envoie sur tout son trajet de courtes ramifications aux muscles de la glande à venin. On peut voir de nombreuses fibres nerveuses quitter ces muscles et aller innerver la musculature antérieure.

Dès son entrée dans la masse ganglionnaire, le nerf des chélicères se perd dans une importante masse de neuropile. Le ganglion lui-même est séparé du ganglion cérébroïde par une couche de neurilemme.

La première commissure s'établit avec le ganglion cérébroïde. Un faisceau important pénètre dans le neuropile cérébroïde. A ce niveau, la couche de neurilemme mitoyenne disparaît. La seconde connexion vient du ganglion rostral (pl. III, fig. 5). Un peu plus à l'arrière se situe la fusion du neuropile de ces deux neuromères ; à ce moment, la masse du neuropile chélicérien est à nouveau séparée du neuropile cérébroïde par une faible cloison conjonctive. Neuropiles optiques et cérébroïde se sont, à ce niveau, fusionnés totalement.

Dans sa partie postérieure, le ganglion se fusionne avec le lobe cérébroïde, le ganglion rostral et les lobes sous-œsophagiens, de sorte qu'il devient impossible de parler d'une zone chélicérienne bien délimitée. En effet, sous le corps central, se situe un neuropile commun à tous les ganglions, traversé par de nombreux paquets de fibres formant connexion. On peut cependant délimiter quelques territoires (fig. 43).

b. *Nerfs de la glande à venin* [nerf stomato-gastrique (G. SAINT-RÉMY), nerf tégumentaire (B. HANSTRÖM), fig. 36 et 37)]. — G. SAINT-RÉMY (1887) décrit un nerf impair quittant le cerveau par la face antérieure de celui-ci, au niveau des ganglions cérébroïdes, entre les nerfs chélicériens et optiques. Il a donné à ce petit nerf le nom de « nerf stomato-gastrique ». Nous l'avons retrouvé et décrivons ici son trajet chez la Tégénaire.

Ce nerf remonte très rapidement vers les glandes à venin en longeant les muscles prosomatiques de l'appendice des pédipalpes. Il s'accole pendant un long parcours à la paroi externe du diverticule digestif prosomatique impair et le suit jusque dans sa partie la plus antérieure. C'est vraisemblablement à la suite de cette observation que G. SAINT-RÉMY lui a donné le nom de stomato-gastrique. Après avoir quitté le diverticule

FIG. 36. — Représentation semi-schématique du trajet du nerf chélicérien antérieur des glandes à venin (partie droite).

FIG. 37. — Trajet du nerf chélicérien postérieur des glandes à venin (partie gauche).

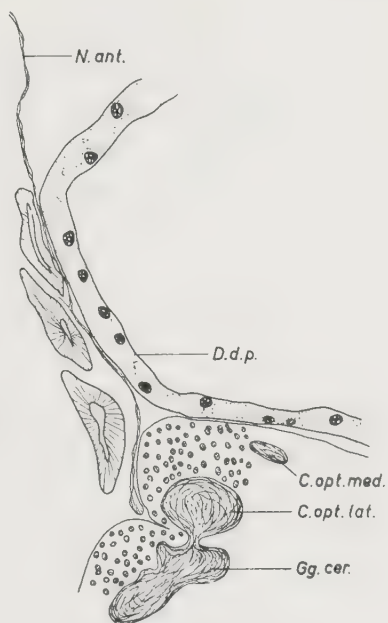


Fig. 36.

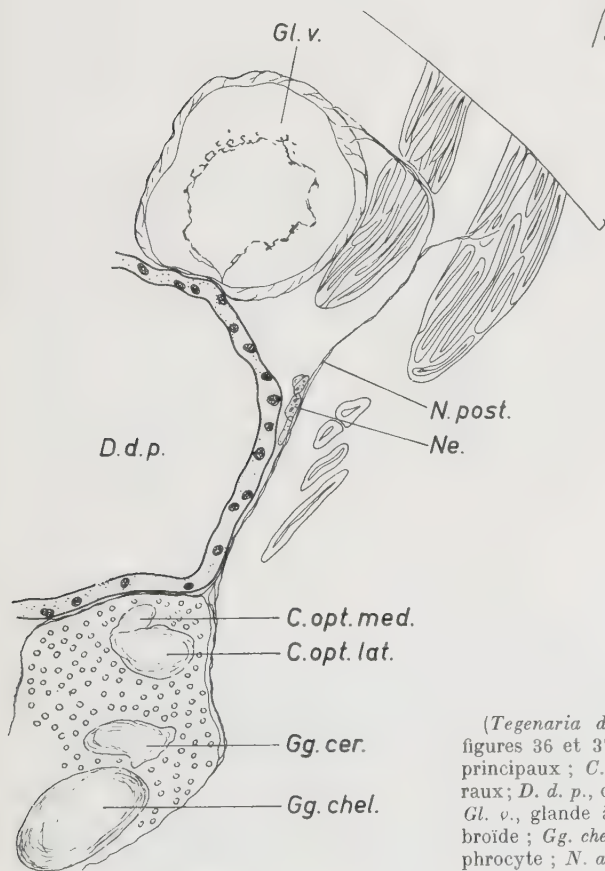


Fig. 37.

(*Tegenaria derhami*). Légende commune aux figures 36 et 37. *C. opt. med.*, centre des yeux principaux ; *C. opt. lat.*, centre des yeux latéraux ; *D. d. p.*, diverticule digestif prosomatique ; *Gl. v.*, glande à venin ; *Gg. cer.*, ganglion cérébroïde ; *Gg. chel.*, ganglion chélicérien ; *Ne.*, néphrocyte ; *N. ant.*, nerf antérieur ; *N. post.*, nerf postérieur.

digestif (scindé en deux par les muscles dorso-ventraux), ce nerf continue à cheminer latéralement aux faisceaux musculaires dorso-ventraux du pharynx jusqu'à la partie antérieure de la glande à venin. Le nerf quitte alors les dorso-ventraux pour venir s'insinuer entre les faisceaux musculaires spiralés de la glande qu'il innerve. En cours de route, quelques fibres le quittent pour entrer en relation avec des fibres du nerf chélicérien.

Nous proposons de nommer ce nerf « nerf antérieur de la glande à venin ».

Sortant au niveau des ganglions cérébroïdes, ce nerf est cependant d'origine chélicérienne. Il longe, en effet, sous le neurilemme, la partie latérale du cerveau et rejoint la partie postéro-inférieure du cerveau (en accord avec B. HANSTRÖM). Son origine se situe au niveau d'un groupe de neurones de la partie postérieure du ganglion des chélicères et de la partie correspondante du ganglion des pédipalpes. C'est en ce point d'ailleurs que viennent se jeter les nerfs latéraux de la chaîne ventrale paire ; c'est en ce point aussi qu'il faut rechercher l'origine de certaines fibres sympathiques rétrocébrales. En un mot, nous avons affaire ici à un carrefour extrêmement important que nous considérons comme la clef de voûte de tout l'édifice morphologique de la région céphalique des Aranéides. Malheureusement, son accès est délicat, rendant son étude difficile, sinon impossible.

Lors de la remontée vers l'avant du tronc impair allant donner le nerf antérieur au niveau de la base des ganglions cérébroïdes, un fin nerf se détache qui va longer, sous la couche du neurilemme, la paroi latérale du cerveau. Il sort de celui-ci et remonte verticalement vers la paroi externe des ganglions optiques qu'il longe latéralement et continue ensuite son trajet le long de la paroi du diverticule digestif prosomatique impair. Il pénètre bientôt dans les premiers muscles suspenseurs de l'endosternite, qu'il va innerver en se divisant en trois faisceaux : deux de ceux-ci innervent les muscles suspenseurs, et la troisième branche va s'appliquer contre les muscles en spirale de la partie terminale de la glande à venin. Il est donc logique de qualifier ce nerf de « *nerf postérieur de la glande à venin* ».

B. — GANGLIONS SOUS-ŒSOPHAGIENS

La masse nerveuse sous-œsophagienne des Aranéides est une formation anatomique parfaitement délimitée. Ses composants n'ont néanmoins pas tous la même origine. Les cinq premiers sont prosomatiques, les sept autres sont d'origine abdominale et secondairement immigrés dans le prosoma. Ces ganglions abdominaux restent en relation avec l'abdomen qu'ils innervent.

Nous divisons les ganglions sous-œsophagiens en trois groupes : le ganglion des pédipalpes ; les ganglions des pattes marcheuses ; la *cauda equina* (= ganglions abdominaux).

I. — Ganglion des pédipalpes.

Le ganglion des pédipalpes est situé immédiatement sous le tube digestif. Il appartient au segment palpaire et innerve les pattes-mâchoires. Embryologiquement, il appartient au second segment postbuccal. Le premier (segment chélicérien) émigre de part et d'autre du pharynx, et son neuromère devient partie intégrante du syncérébron.

1° *Origine embryologique.* — Le segment palpaire apparaît très tôt au cours de la segmentation de la bandelette germinative. Chez la Dolomède, il est observable vers le huitième jour. C'est un segment complet qui, bientôt, bourgeonne une paire d'appendices. Le segment palpaire définitif semble être formé par l'accrolement de deux segments, une seconde ébauche, rudimentaire, venant s'y adjoindre. Cette seconde ébauche n'avait jusqu'ici pas été signalée. P. PAPPENHEIM (1903) ne la mentionne point, seul W. SCHIMKEWITSCH (1887) la figure (pl. IX, fig. 1 et 2, *mx*, chez *Agelena* sp.), sans toutefois donner un commentaire quelconque sur ces rudiments d'ébauches.

Nous avons remarqué vers le neuvième jour du développement de la Dolomède deux petits boutons naissant entre l'ébauche des chélicères et l'ébauche des pédipalpes, non loin de l'orifice stomodéal (fig. 27). A cette époque, toute la bandelette germinative est segmentée et ces ébauches apparaissent en tout premier lieu. Nous avons, bien entendu, essayé par les méthodes histologiques de voir si ces boutons correspondaient à des appendices vrais : les coupes révèlent la présence d'un coelome en relation avec celui du segment palpaire.

La question consiste à savoir si cette relation est primaire, c'est-à-dire si cette ébauche est une partie du segment palpaire, ou alors une ébauche distincte qui, tardivement, s'unirait à l'ébauche des pédipalpes. La question des sacs coelomiques est importante, mais fort complexe. Nous avons donc recherché une formation nerveuse pouvant être homologable à un neuromère éventuel. Nous pouvons dire que, chez l'embryon, nous ne pouvons assigner aucun territoire nerveux à ces formations. Mais, à notre décharge, nous devons reconnaître que cette zone est en pleine phase de prolifération neuroblastique. Cependant, nous verrons que, chez l'adulte, des traces d'un neuromère particulier sont peut-être encore décelables.

Très rapidement, ces ébauches rudimentaires s'accroient à l'article coxal des pédipalpes (composés à cette époque de trois articles). Ultérieurement, ces formations donnent les gnathocoxes des pattes-mâchoires.

Seul J. WAGNER (1894) relate des faits similaires, lors de l'étude du développement embryonnaire des *Ixodes* (Acariens). Pour plus de commodité, nous nommerons « segment fugace » cette formation, sans préjuger de sa valeur morphologique.

Homologie du segment fugace. — R. HEYMONS (1904) a étudié les

organes latéraux des Solifuges et, s'abstenant de toutes conclusions morphologiques, leur attribue un rôle respiratoire (= *Embryonalkiemen*). Situé entre la première paire de pattes et la seconde, ces organes ont un air de parenté avec nos ébauches d'appendices « fugaces ». Notons que C. DAWYDOFF (1928) conclut que « la signification morphologique de ces organes est inconnue ».

Les observations de J. WAGNER (1894) sur l'embryologie des Ixodes,

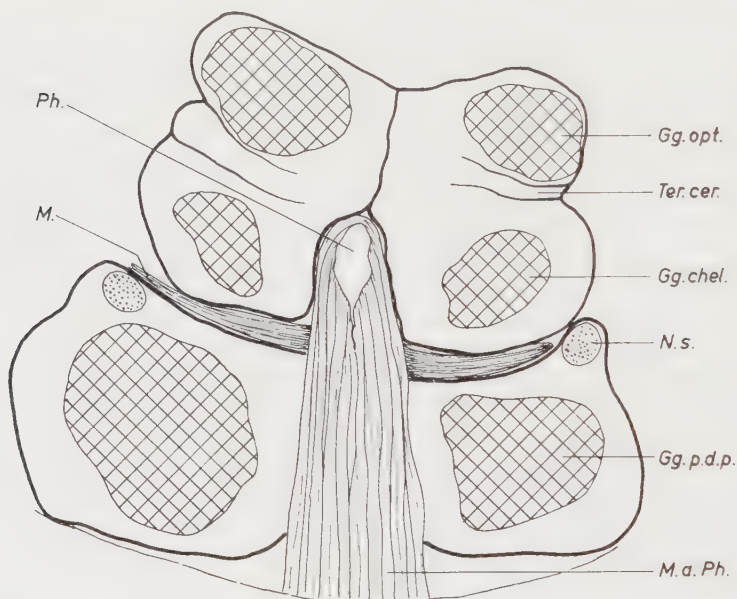


FIG. 38. — Représentation schématique d'une coupe transversale au niveau du ganglion des pédipalpes, montrant le nerf sensoriel (N. s.). (*Tegenaria derhami*.)

Gg. opt., ganglion optique ; Gg. pdp., ganglion des pédipalpes ; Gg. chel., ganglion des chélicères ; M., muscles dilatateurs latéraux du pharynx ; M. a. ph., muscles abaisseurs du pharynx ; Ph., pharynx ; Ter. cer., territoire cérébroïde.

nous paraissent plus intéressantes et appellent une étude détaillée de la région de la lèvre inférieure des Acariens.

Chez l'embryon d'*Ixodes calcaratus* Bir., de telles formations fugaces apparaissent en dernier lieu. Elles sont situées en avant des pédipalpes. Voici une traduction de ce qu'indique J. WAGNER dans son mémoire de 1894 b (p. 229) :

« Les pédipalpes apparaissent comme une paire d'évaginations simples. Lorsque ces évaginations présentent une forte cavité, une petite saillie se sépare de leur partie basale... et vont former la lèvre inférieure... Les deux moitiés de la lèvre inférieure se réunissent en un organe impair, mais auparavant les éléments mésodermiques qui se trouvaient dans la base de ces petites saillies émigrent dans la partie basale des pédipalpes...

» Ces saillies ont déjà été vues chez *Hydrachna* et *Tyroglyphus* (1). »

Un peu plus loin, l'auteur se demande s'il n'a pas affaire à un segment de la lèvre inférieure. Remarquons que dans une note préliminaire J. WAGNER (1892) envisage sérieusement l'hypothèse d'un segment supplémentaire « de la lèvre inférieure ».

Il est difficile, à l'heure actuelle, de s'étendre longuement sur la valeur de ces formations. Il y a chez les Chélicérates toute une série d'organes encore mal connus. Nous citons en particulier : le « segment fugace » des embryons d'Aranéides et d'Acariens ; les « organes latéraux » des embryons des Solifuges, Uropyges et Amblypyges, à rôle respiratoire ; les « organes latéraux glandulaires » du quatrième segment de la larve trilobitique des Mérostomacés, qui rappellent les organes de Pander des Trilobites.

Voilà des formations toutes transitoires, dont la valeur morphologique est encore incertaine.

2° Structure du ganglion. — La partie antérieure du ganglion est divisée en deux par de puissants faisceaux musculaires abaisseurs du pharynx (fig. 38 ; pl. II, fig. 5). Ces muscles s'insèrent d'une part sur le plastron sternal et à la paroi dorsale du pharynx, d'autre part. Ils sont innervés par des ramifications du nerf des pédipalpes.

Le ganglion des pédipalpes échange des fibres avec le ganglion rostral (dorsalement), le ganglion des chélicères (postéro-dorsalement) et le ganglion des P1 (postérieurement).

L'écorce ganglionnaire est essentiellement antérieure et ventrale. Elle est formée par cinq à six assises de corps de neurone, dont les ramifications forment un neuropile extrêmement dense. Des éléments neuro-sécréteurs s'y rencontrent.

La zone antérieure du neuropile est formée par l'enchevêtrement des fibres issues des nerfs antérieurs (nerf des pédipalpes + nerf sensoriel). Les premières connexions s'établissent avec le ganglion rostral par l'intermédiaire de puissantes fibres issues de ce ganglion (pl. III, fig. 4 et 5). Par l'intermédiaire de ces fibres, une seconde connexion s'établit avec le neuropile antérieur du ganglion chélicérien. Ces rapports s'établissent très à l'avant du ganglion des pédipalpes, alors que celui-ci est encore nettement séparé en deux parties par une cloison verticale issue du neurillemme, cloison qui disparaît rapidement un peu plus vers l'arrière. A l'endroit de la disparition de cette cloison, un puissant faisceau de fibres, issu du ganglion des chélicères, pénètre dans le ganglion des pédipalpes. Plus à l'arrière, l'intrication des fibres est telle qu'il est difficile de leur assigner une origine précise. Tout à fait à l'arrière du ganglion se situe la fusion de celui-ci avec les ganglions des premières paires de pattes

(1) Nous remercions bien vivement M. le Professeur G. TRÉGOUBOFF, Directeur de la Station zoologique de Villefranche-sur-Mer, pour la traduction de certains textes russes particulièrement difficiles. Nous avons pu ainsi, grâce à son aimable hospitalité, prendre connaissance dans les textes originaux des travaux de l'école embryologique russe groupée autour de A. KOWALEWSKY, et ceci au cours de nombreux séjours à la station (1951, 1952, 1953, 1954).

marcheuses. Les fibres passent d'un ganglion à l'autre, assurant ainsi une connexion parfaite entre ces deux neuromères.

3^e Nerfs issus du ganglion des pédipalpes. — Les nerfs de ce ganglion n'ont été que très peu étudiés jusqu'ici. Généralement on ne parle que du nerf des pédipalpes sans mentionner un second nerf pair (non encore signalé) quittant, lui aussi, la face antérieure du ganglion et auquel nous donnons le nom de « nerf sensoriel » des pédipalpes.

a. Nerf des pédipalpes. — Ce nerf quitte le ganglion par l'avant et, après avoir longé la paroi pharyngienne, se divise en deux branches : l'une pénétrant dans l'appendice ; l'autre remontant dans le prosoma pour innerver les muscles prosomatiques du segment palpaire.

C'est un nerf composé, typiquement aranéen, chaque faisceau de fibres ayant une destination bien déterminée. Après avoir cheminé de part et d'autre du pharynx antérieur, le nerf se divise au niveau de l'articulation des pédipalpes en une rame dorsale allant innerver les muscles rétracteurs de l'article coxal. La rame ventrale pénètre dans l'appendice, accompagnée par un fort vaisseau sanguin. La première ramification de cette rame ventrale est destinée à la partie apicale des glandes gnathocoxales. Nous n'avons pas suivi plus loin le trajet du nerf dans l'appendice.

b. Nerf sensoriel. — Ce nerf quitte le ganglion des pédipalpes par la face antérieure un peu au-dessus du nerf de l'appendice, juste en dessous du nerf chélicérien (fig. 38).

Dès son départ, le nerf sensoriel envoie une ramification latérale allant innerver l'organe gustatif pharyngien de J. MILLOT (1926). Une seconde ramification contourne les muscles coxaux des pédipalpes et va innerver l'organe olfactif (R. LEGENDRE, 1956, *d*). Le tronc principal continue son trajet parallèlement à celui du nerf des pédipalpes, mais au-dessus de celui-ci. Au niveau du passage dans l'appendice (au niveau de la zone gnathocoxale), le nerf se renfle en un ganglion d'assez forte taille. De ce ganglion partent les nerfs allant innerver les organes pariétaux (R. LEGENDRE, 1955), d'autres fibres se rendant à l'organe vraisemblablement sensoriel que nous avons signalé en 1953 ; une troisième ramification assez importante se rend vers la couche conjonctive enveloppant les glandes gnathocoxales, où l'on voit des ramifications nerveuses pénétrer entre les différents acini. Ce nerf se termine là et ne rejoint pas le nerf des pédipalpes.

Nous rappellerons pour mémoire les autres nerfs issus de ce ganglion : nerf impair innervant l'organe antérieur, nerf innervant la glande coxale (en rapport chez les *Salticidæ* avec le second organe de Schneider), nerf de la chaîne latérale paire (dont nous traiterons dans un chapitre ultérieur). Ces nerfs doivent être considérés comme des fibres sympathiques.

Le domaine nerveux du segment palpaire est un domaine complexe. Nous sommes persuadé que ce ganglion est le premier des ganglions sous-

œsophagiens à avoir gardé sa situation d'origine. En effet, le ganglion chélicérien émigre de part et d'autre de l'œsophage. Situé près du cerveau, il subit plus que tout autre (ganglion chélicérien mis à part) le phénomène de céphalisation. Le nerf sensoriel surnuméraire est difficilement explicable. Nous reviendrons dans la partie morphologique sur l'interprétation que nous envisageons à son sujet.

4^o Discussion sur la valeur du segment fugace. — Un des points importants (sur lequel nous n'avons que peu de renseignements) consiste à savoir si le nerf sensoriel n'est pas à rapporter au système sympathique. Il semble bien que la réponse à cette question soit négative. Nous n'avons, en effet, pas pu déceler de rapport entre le système sympathique et ce nerf sensoriel.

On pourrait penser à un segment d'une lèvre inférieure; cependant, nous n'avons pas pu voir de rapport direct avec le système du ganglion frontal incorporé aux ganglions rostraux pour donner le pont stomodéal. Cependant, si l'on considère l'importance du phénomène de céphalisation chez les Araignées, il nous semble certain qu'une telle connexion puisse exister et que, dans ce cas, elle s'effectue en dessous du neurilemme. La première connexion du ganglion rostral avec le ganglion des pédipalpes est un puissant faisceau de fibres qui se rend à la partie antérieure du neuro-mère palpaire, cette zone peut être attribuée au domaine du nerf sensoriel. Il semble donc y avoir une liaison directe entre le territoire de cette « lèvre inférieure » et le territoire du ganglion frontal.

L'utilisation des marques colorées (1) montre que, durant l'embryogénèse le territoire chélicérien semble naître en arrière du territoire « fugace ». Cependant, cette observation demande à être répétée pour prendre une valeur réelle.

En conclusion, nous pouvons admettre que le domaine de la lèvre inférieure des Aranéides et de tous les Chélicérates est mal connu. Un travail d'ensemble serait souhaitable et permettrait de clarifier de nombreux problèmes en suspens; entre autres, celui de la valeur segmentaire (ou non) de ce domaine nommé provisoirement par nous « segment fugace ».

II. — Ganglions des pattes marcheuses.

Les quatre ganglions des pattes marcheuses ont une structure analogue. Chaque ganglion émet vers sa partie inféro-postérieure un nerf segmentaire volumineux formé de plusieurs paquets de fibres.

(1) Les marques colorées ont été réalisées suivant une technique préconisée par A. HOLM (1952). À l'aide d'une micropipette, les œufs sont marqués sous l'huile de paraffine; la micropipette traverse les enveloppes embryonnaires; la marque elle-même est réalisée par de l'hématoxyline de Ehrlich (matériel : *Dolomedes fimbriatus*). Nous reviendrons dans une publication ultérieure sur ces expériences.

1° Structure interne. — Comme tous les ganglions de la chaîne nerveuse, les ganglions des pattes marcheuses trahissent leur symétrie d'origine. L'écorce ganglionnaire est toujours formée par une assise de quatre à cinq épaisseurs de neurones, situés sur la face ventrale ; dorsalement, quelques cellules sont visibles.

La structure interne de la substance ponctuée est symétrique à un plan médian antéro-postérieur. Ces deux moitiés sont réunies par une puissante commissure transverse. Sur des coupes transversales, on reconnaît quatre amas de fibres très denses, fortement colorables par l'acide osmique et situées deux dorsalement et deux ventralement. Des imprégnations

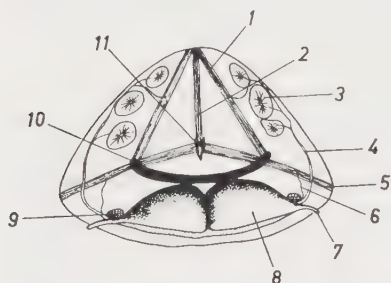


FIG. 39. — Schéma d'une coupe transversale à travers un segment prosomatique.

1, Muscles dorso-latéraux de l'endosternite ; 2, muscles dorsaux du pharynx ; 3, muscles longitudinaux prosomatiques ; 4, branches ascendantes du nerf segmentaire ; 5, muscles suspenseurs latéraux de l'endosternite ; 6, faisceau nerveux des muscles suspenseurs latéraux de l'endosternite ; 7, branche descendante (appendiculaire) du nerf segmentaire ; 8, ganglion ; 9, ganglion axillaire ; 10, endosternite ; 11, pharynx. Non représenté : le nerf latéral.

segmentaire (voir plus bas). La *branche montante* longe la paroi latérale du corps et se ramifie en plusieurs faisceaux :

argentiques nous montrent que, dans les deux zones dorsales, naissent les racines des fibres nerveuses ascendantes (= dorsales), alors que dans les deux zones ventrales naissent les fibres descendantes. Sur des coupes horizontales, on reconnaît l'intrication parfaite des ganglions les uns dans les autres.

2° Nerfs segmentaires (voir schéma, fig. 39). — Dès sa sortie, le nerf segmentaire longe la partie antérieure du ganglion suivant. Il s'en écarte d'ailleurs rapidement pour se diviser en deux branches : une branche montante (= dorsale = ascendante) et une branche descendante (= ventrale).

A l'aisselle de cette bifurcation se situe un petit ganglion qui n'avait pas été signalé jusqu'ici. Nous le nommons : *ganglion axillaire*. Il est situé entre la branche montante, le tronc impair et la paroi latérale du ganglion

Le premier va innervier la musculature coxale de l'appendice.

Le second remonte jusqu'à mi-chemin entre l'articulation de la patte et le sillon dorsal où il va donner un tronc nerveux horizontal parcourant antéro-postérieurement le prosoma sur toute sa longueur. Des ramifications partant de ce tronc vont innervier les muscles dorso-ventraux s'insérant d'une part à la paroi dorsale et, d'autre part, à l'endosternite (= muscles aliformes). D'autres fibres desservent des muscles horizontaux. Les deux branches ascendantes d'un même ganglion ne se rejoignent pas au-dessus du tube digestif, mais restent indépendantes l'une de l'autre ; rappelons que la musculature du tube digestif antérieur est innervée par le sympathique rétro-cérébral et le nerf récurrent.

La *branche descendante*, après avoir innervé les muscles tenseurs de la

hanche, pénètre dans l'appendice. Son trajet est commun avec celui d'un fort vaisseau sanguin ; un diverticule intestinal prosomatique l'accompagne généralement, s'arrêtant en cæcum à l'aplomb de l'articulation coxale. Nous n'avons pas suivi le trajet nerveux à l'intérieur de l'appendice.

Signalons que chaque nerf segmentaire est entouré à son départ par une volumineuse gaine de cellules endocrines et de néphrocytes.

Nous reviendrons par ailleurs sur les ganglions axillaires et leur innervation.

III. — Ganglions de la *cauda equina*

La région postérieure du système nerveux central sous-œsophagien est occupée par les ganglions abdominaux devenus secondairement prosomatiques. Ils forment une masse nerveuse à laquelle on a donné le nom de *cauda equina*. Ces sept ganglions, tout en gardant une certaine individualité, n'en sont pas moins soudés très intimement ; les nerfs issus de ce complexe vont innerver l'abdomen.

Ces sept ganglions abdominaux n'ont pas tous la même taille, ni la même disposition : si les deux premiers s'accolent au ganglion de la quatrième paire de pattes tout en conservant le mode de jonction de ces ganglions (face antérieure s'accolant à la face postérieure du précédent), les cinq autres se télescopent les uns sous les autres, de sorte que le ganglion le plus éloigné (celui des filières postérieures) se trouve situé tout à fait en dessous des autres. Les nerfs quittant ces neuromères ont, eux aussi, un trajet spécial : les nerfs issus des deux premiers neuromères quittent ceux-ci par la face dorso-latérale, les cinq autres quittent la masse nerveuse par l'arrière et on les voit sortir au point terminal de la *cauda equina* (fig. 40).

La structure interne de ce complexe nerveux est relativement simple, chaque ganglion répétant en gros ce que nous avons exposé pour les ganglions des pattes marcheuses, et la disposition de leur neuropile rappelle ce qui nous est connu des neuromères précédents. Pourtant, si les deux premiers ganglions conservent une certaine individualité, les cinq autres, en se fusionnant intimement, perdent beaucoup de leur « personnalité ». Les fibres les plus puissantes du neuropile se rencontrent à l'avant de la *cauda equina*, au niveau où celle-ci se soude aux ganglions prosomatiques (fig. 41).

L'écorce cellulaire est commune et les coupes les mieux réussies ne laissent pas voir de cloisonnement, de sorte que l'étude de la seule couche des cellules ganglionnaires pourrait laisser croire à la présence d'un seul

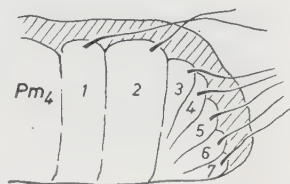


FIG. 40. — Schéma destiné à illustrer le départ des nerfs abdominaux à partir de la *cauda equina*. Les chiffres indiquent les neuromères abdominaux.

Pm₄, ganglion de la quatrième paire de pattes marcheuses.

Remarquer le télescopage par en dessous des derniers neuromères.

ganglion. Les neurones sont de taille moyenne. Nous n'avons jamais rencontré de neurones géants parmi eux ; par contre, le nombre des éléments neurosécréteurs du type A est relativement élevé.

Tout le complexe nerveux de la *cauda equina* est tapissé, principalement sur sa face ventrale, d'une couche importante de tissu endocrine et de néphrocytes qui se prolongent à l'arrière et accompagnent jusqu'au pédicule le trajet des nerfs abdominaux.

1^o Nerfs abdominaux. — B. HANSTRÖM (1919) étudie rapidement l'organisation interne de la *cauda equina* et donne un schéma du trajet

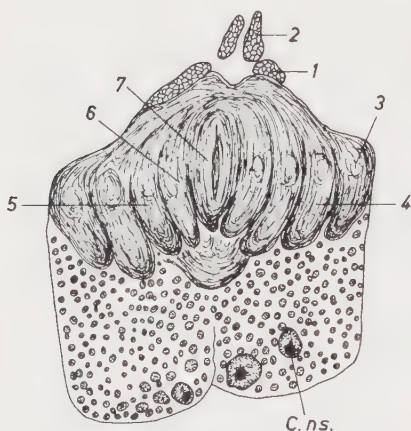


FIG. 41. — Coupe transversale de la *cauda equina*. (*T. derhami* ; Helly, Masson-Foot ; $\times 200$.)

Même légende que figure 40 (ce sont les ganglions qui sont maintenant visibles ; à part les nerfs 1 et 2 déjà individualisés). C. ns., cellules neurosécrétrices du type A.

des fibres nerveuses dans la substance ponctuée. Il étudie très peu les nerfs abdominaux et se contente de remarquer : « Von dem hintersten Ende des Bauchmarkes, gehen zwei, später in mehreren, übereinander ziehende Zweige gespalteten Nerven aus, die den Abdomen versorgen. » A. KÆSTNER (1938) étudie avec beaucoup de soin le trajet des nerfs issus de la *cauda equina* et donne leur destination ; nous ne pouvons que confirmer ses observations.

Les nerfs 1 et 2 quittent respectivement le premier et le second ganglion par la face dorsale de ceux-ci (voir schéma, fig. 39). Ces deux faisceaux sortent ensemble du neurilemme au niveau du second ganglion ; une observation superficielle pourrait laisser croire que le second sort avant le premier. En réalité, le nerf 1 poursuit son trajet sous le neurilemme où, en

contact avec la substance ponctuée, il se dirige vers l'arrière en passant de la partie postérieure du premier ganglion abdominal à la partie antérieure du second, rejoignant ainsi le nerf 2, pour sortir accolé à la partie latéro-interne de celui-ci.

Dès sa sortie du ganglion, le nerf 2 se libère du nerf 1 et monte, en s'écartant, vers la partie dorsale du prosoma ; quant au nerf 1, il longe les ganglions nerveux et passe nettement à l'extérieur du nerf 2. Ces deux couples de nerfs vont rejoindre les autres nerfs abdominaux au point de sortie de ceux-ci.

Les cinq paires de nerfs abdominaux sortent par la face postérieure de la *cauda equina* ; dès leur sortie, ils sont enveloppés par un volumineux manchon de cellules endocrines et de néphrocytes qui double à l'extérieur le neurilemme propre à chaque fibre. Rapidement, les nerfs 1 et 2 se joignent à eux et ces nerfs abdominaux, accompagnés de leur cortège

de cellules endocrines et de néphrocytes, se rendent au pédicule. On ne peut parler d'un nerf unique, il semble également erroné de parler d'une paire de nerfs, car c'est un ensemble de quatorze nerfs (sept paires plus exactement) que l'on rencontre sur des coupes transversales. Nous avons pu nous rendre compte, en disséquant des animaux conservés en alcool, que tous ces nerfs s'agglutinent en deux faisceaux qui semblent indépendants (artefact dû à la fixation, les cellules endocrines et les néphrocytes forment alors une « pseudo-gaine ») ; sur des animaux fixés histologiquement, nous n'avons jamais rencontré de neurilemme commun enveloppant ces sept paires de nerfs (fig. 42).

Si l'on examine ces nerfs, on constate que les trois paires inférieures sont aplaties et accolées les unes aux autres dans le sens dorso-ventral, les deux paires du milieu sont accolées entre elles, enfin, surmontant cet ensemble, les nerfs 1 et 2 se retrouvent indépendants. En suivant le trajet de ces nerfs dans l'abdomen, on remarque que chaque paire va innervier un segment abdominal :

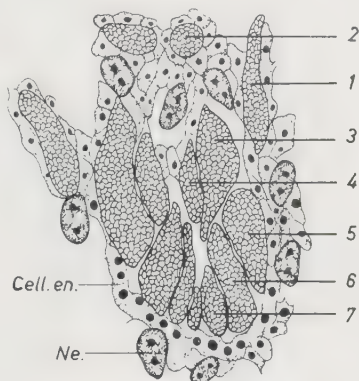


FIG. 42. — Coupe transversale passant un peu en avant du pédicule et intéressant la région des nerfs abdominaux ; remarquer la gaine de cellules endocrines (Cell. end.) et de néphrocytes (Ne.) entourant les nerfs. (*Tegegnaria derhami* ; Helly, Masson-Foot ; $\times 250$.)

1, nerf allant au segment du pédicule ; 2, nerf allant aux poumons ; 3, nerf allant à l'apodème des poumons ; 4, nerf allant aux gonades ; 5, 6, 7, nerf allant aux filières antérieures, moyennes et postérieures.

Le nerf 1 (issu du premier ganglion) quitte rapidement le groupe des nerfs et innerve le pédicule.

Le nerf 2 innerve les phyllotrachées.

Le nerf 3 innerve le segment prégénital (portant chez la femelle l'épigyne).

Le nerf 4 innerve le segment des gonades.

Les nerfs 5, 6, 7 se rendent chacun à une paire de filières, le nerf 7 innervant les filières postérieures.

2° Quelques considérations sur les ganglions abdominaux et la segmentation.

— Pendant l'époque allant de l'inversion à l'éclosion de l'embryon (phase prélarvaire), les ganglions abdominaux émigrent dans le prosoma et s'accolent aux ganglions sous-œsophagiens. Au moment où s'accomplit cette migration, les neuromères abdominaux ne sont pas encore entièrement formés et contiennent de nombreux neuroblastes encore indifférenciés ; un neuropile propre est à peine visible ; cependant, il est certain que ces neuromères embryonnaires gardent une connexion avec leur segment d'origine, le moment auquel les nerfs rejoignent leur segment est variable et nous n'avons pas jugé utile de poursuivre des observations ayant pour but de préciser les modalités de ces connexions.

En ce qui concerne la segmentation abdominale, nous sommes intimement persuadé que les seuls arguments tirés de l'innervation ne sont pas suffisants ; il est certainement plus juste d'étudier la musculature

comme l'a fait J. MILLOT (1936, *b*) et, après lui, J. RASMONT (1952) et W. CROME (1955) ; on peut aussi étudier la répartition des aires vitellines embryonnaires comme l'ont fait A. KÆSTNER (1938) et A. HOLM (1940).

L'étude de la segmentation abdominale confirme l'influence des organes des uns sur les autres par un jeu complexe d'« organisateurs » (non encore connus actuellement).

L'étude anatomique des ganglions abdominaux immigrés tardivement dans le prosoma nous fait assister au télescopage des derniers arrivés (neuromères 5, 6 et 7) l'un dans l'autre. Un schéma (fig. 43) illustre cette observation. Les ganglions les plus antérieurs de la chaîne nerveuse (neuromères du syncérébron) ont tendance à se replier vers l'arrière, les ganglions postérieurs (neuromères de la *cauda equina*) se replient vers le bas. C'est ainsi que, si l'on imaginait une ligne théorique passant par le centre de chaque ganglion, nous obtiendrions, vu de profil, un véritable S couché. Ceci nous montre une fois de plus la grande condensation et l'amplitude des mouvements organogénétiques que subit le système nerveux central des Aranéides.

IV. — Chaîne ventrale paire et ganglions axillaires.

Jusqu'ici, une chaîne ventrale paire n'a pas encore été signalée chez les Chélicérates (1). Une formation similaire est pourtant connue chez d'autres Arthropodes, comme les Insectes (J.-R. DENIS, 1928 ; J. CHAUDONNET, 1950 ; H. WEBER, 1952).

Chez la plupart des Araignées que nous avons étudiées, nous avons rencontré un filet nerveux formé par quelques fibrilles qui longe parallèlement le bord latéral des ganglions sous-céphaliques ; ce filet nerveux (pl. I, fig. 1) réunit entre eux des renflements ganglionnaires situés entre le neuromère et le nerf segmentaire. L'embryologie nous a montré la genèse tardive de ces formations que nous nommons : « ganglions axillaires ».

1° Origine et trajet du nerf latéral. — Nous nommons « nerf latéral » le connectif reliant entre eux les ganglions axillaires ; ses racines cérébrales sont difficiles à préciser, nous notons cependant la disparition de ce nerf dans la région postéro-inférieure du ganglion chélicérien (plus exactement dans le neuropile rostro-chélicérien).

Une coupe passant par cette région révèle la présence d'îlots de cellules

(1) W. GERTSCH (*in* COMSTOCK-GERTSCH, 1948, p. 161) signale des ganglions en connexion avec la corde ventrale : *ganglia connected with the ventral chord have also been described as belonging to the visceral nervous system*, et se réfère à LANG. La bibliographie cite le traité d'anatomie comparée de ce dernier auteur, mais, en nous référant à l'édition de 1921, nous constatons que M. DAIBER ne signale absolument rien de semblable chez les Arachnides. Malgré nos recherches dans les travaux antérieurs de LANG, nous n'avons trouvé à aucun endroit une preuve formelle de cette description.

ganglionnaires (fig. 43) qui ne sont certainement pas homologables aux ganglions axillaires, cependant on remarque au niveau du neuropile un faible faisceau de fibres passant de la partie postérieure du ganglion des pédipalpes à la partie postérieure du neuropile rostro-chélicérien : ce faisceau correspond sans aucun doute au nerf latéral, mais, malgré l'emploi de techniques d'imprégnation argentique (rendues très délicates dans cette région), nous n'avons pas pu préciser d'autres connexions de ce faisceau. Dans cette zone se situent les racines du nerf principal des organes de Schneider (fig. 50). Nous sommes cependant amené à envisager une connexion entre les deux formations et à admettre une continuité entre le système de la chaîne latérale et le système endocrine rétro-cérébral.

En partant de l'avant, on peut facilement reconstituer le trajet du nerf latéral : après avoir longé les ganglions des quatre paires de pattes marcheuses et s'être jeté dans les ganglions axillaires correspondants, le nerf latéral se perd dans un épais massif de cellules endocrines et de néphrocytes entourant la sortie des sept paires de nerfs abdominaux. En aucun endroit de son parcours le nerf latéral n'entre en connexion avec les ganglions de la *cauda equina* ; nous ne l'avons jamais vu innervé un organe quelconque en dehors, bien entendu, des ganglions axillaires.

2° Structure et localisation des ganglions axillaires. — Les ganglions axillaires (fig. 44) sont formés par une demi-douzaine de cellules ganglionnaires à cytoplasme faiblement granuleux ; le noyau est rond, généralement nucléolé. Aucune activité sécrétrice ne se manifeste au niveau de ces cellules. Un neurilemme de faible épaisseur enveloppe le ganglion ; ce dernier est en rapport avec quatre nerfs : le nerf latéral, le nerf impair segmentaire et les deux branches de celui-ci (pl. I, fig. 5 ; fig. 39).

La localisation de ces ganglions varie suivant les segments ; on remarque de l'arrière à l'avant une nette remontée vers la partie dorsale des neuromères antérieurs ; au niveau du ganglion des pédipalpes, le ganglion axillaire n'est même plus individualisé, et c'est avec beaucoup de réserve qu'on peut lui assigner quelques cellules ganglionnaires postérieures.

Quant aux épaississements ganglionnaires que l'on rencontre aussi bien au niveau du nerf sensoriel des pédipalpes que du nerf rostral (chez les *Argiopidae* à la bifurcation de la rame dorsale du nerf chélicérien), nous leur

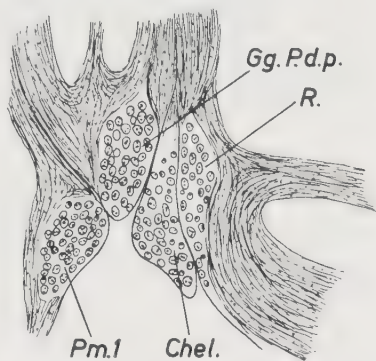


FIG. 43. — Coupe transversale de la région cérébrale postérieure latérale du pharynx. Dans une masse de neuropile, on reconnaît très nettement des cellules ganglionnaires des premières paires de pattes marcheuses ; pédipalpe (Gg Pdq) ; chélicères (Chel.) et du rostre (?) (R.). (Helly, Masson-Foot ; $\times 400$.)

assignons une origine toute différente. Nous ne croyons pas devoir les considérer comme de véritables ganglions axillaires, d'autant plus qu'en aucun moment ces formations entrent en contact avec le système de la chaîne latérale. Nous accordons pour l'instant une très grande valeur morphologique au déplacement des ganglions axillaires les plus antérieurs vers la partie dorsale du neuromère.

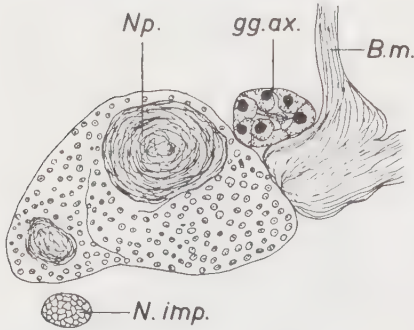


FIG. 44. — Coupe transversale un peu oblique passant au niveau du ganglion axillaire du neuromère de la quatrième paire de pattes marcheuses de *T. derhami*. (Helly, Masson-Foot ; $\times 800$.)

B. m., branche montante du nerf segmentaire ; *Gg. ax.*, ganglion axillaire ; *N. imp.*, nerf impair ; *Np.*, neuropile. Le nerf impair se rencontre à l'arrière du système nerveux ; nous n'avons pu préciser sa valeur morphologique (vestige d'un sympathique ventral impair ?). Il innerve des îlots endocrines.

spectaculaire vers l'endosternite. Cette parenté d'origine est une preuve de l'homologie des premiers organes de Schneider et des ganglions axillaires qui appartiennent tous deux à une formation commune : le sympathique latéral.

3° Origine des ganglions axillaires. — Des coupes transversales d'embryons de *Dolomèdes* montrent vers le douzième jour du développement embryonnaire, en pleine phase prélarvaire, un petit renflement hypodermique à l'aisselle des pattes marcheuses ; l'ébauche est formée d'une douzaine de cellules épithéliales qui viennent s'accoler vers le quinzième jour à la paroi latérale du neuromère, sans jamais se fusionner avec lui. Cette masse cellulaire est destinée à donner le ganglion axillaire segmentaire.

Nous noterons la similitude d'origine de ces ganglions avec les premiers organes de Schneider qui naissent d'une manière identique, mais accomplissent une migration

C. — REMARQUES GÉNÉRALES ET CONCLUSIONS

Après l'étude essentiellement descriptive du système nerveux central des Aranéides que nous venons de donner, il convient de classer et de relier entre elles les observations que nous venons de relater.

Il faut distinguer deux composants :

— le système nerveux central (syncérébron + ganglions sous-œsophagiens) ;

— le système sympathique pair (chaîne latérale + ganglions axillaires).

En nous restreignant au seul système nerveux central, nous sommes obligé de souligner deux points très importants :

- en premier lieu, la structure du syncérébron ;
- en second lieu, la présence d'un nerf surnuméraire, jusqu'ici inédit, au niveau des ganglions des pédipalpes.

1° **Syncérébron**. — Il est formé par les neuromères antérieurs jusqu'au neuromère chélicérien inclus.

L'anatomie du syncérébron des nymphes et des adultes laisse prévoir une composition beaucoup plus complexe que l'on ne l'avait présumée. L'embryologie fortifie cette conception.

Le ganglion optique, qui a toujours été considéré comme unique, doit être scindé en deux ganglions : le ganglion des yeux latéraux et le ganglion des yeux principaux. Anatomiquement, une fusion de ces deux centres est réalisée chez l'adulte ; embryologiquement, ces deux formations ont une origine distincte. Les yeux latéraux proviennent directement de l'ébauche du cerveau ; les yeux principaux, par contre, sont, à l'origine, sans aucun rapport avec le cerveau (P. PAPPENHEIM, 1903).

Ces deux groupes d'organes n'entrent pas en fonction en même temps : les yeux latéraux sont déjà fort vraisemblablement fonctionnels chez la prélarve (A. HOLM, 1940 ; M. YOSHIKURA, 1955), alors que les yeux médians ne deviennent fonctionnels que chez la larve. La structure histologique est, elle aussi, différente (voir H. HOMANN, 1951). Les observations de L. FAGE (1931) montrent que les yeux principaux s'atrophient, chez les espèces cavernicoles, avant les yeux latéraux.

Ces différences embryologiques, anatomiques, histologiques et physiologiques, justifient amplement la distinction de ces deux ganglions optiques en tant que deux éléments distincts participant à la formation du cerveau des Aranéides.

L'histologie du cerveau adulte révèle la présence de petits neurocytes au niveau du corps central. L'embryologie de ce dernier (à partir d'une lame impaire ectodermique) laisse supposer que nous sommes en présence d'un archicérébron. Cependant, chez la Dolomède, sa mise en place se fait avec une telle rapidité que l'organogénèse est fort difficile à suivre. Nous avons cependant pu montrer l'existence d'un archicérébron chez cette Araignée ; rappelons que, dès 1911, L. et W. SCHIMKEWITSCH avaient signalé la présence d'un archicérébron chez les Mygales.

Le ganglion cérébroïde est difficile à interpréter morphologiquement. Nous avons montré qu'il provenait des vésicules latérales. L'observation des boutons latéraux nous permet d'envisager ceux-ci comme les ébauches extrêmement fugaces d'une paire d'appendices. Leur durée de vie étonnamment courte explique pourquoi ils ont échappé à la plupart des observateurs, à part peut-être A. JAWOROWSKI (1891) et S. POKROWSKY (1899). Il semble logique de voir dans le ganglion cérébroïde le premier véritable neuromère post-acronien.

Le ganglion rostral appartient sans contredit à un segment vrai ; il possède, en effet, tous les attributs d'un métamère : neuromère, sacs coelomiques, appendices ; cependant sa présence a été souvent niée.

G. POLICE (1901), chez le Scorpion ; E. WIREN (1918), chez les Pycnogonides et le Scorpion, en ont invoqué la présence, mais leurs opinions n'ont pas été retenues ; A. KÆSTNER (1938) semblait favorable à la notion de segment rostral, il semble l'avoir abandonnée depuis (1951). Nous sommes cependant persuadé de l'existence de ce neuromère appartenant à un segment complet et qui participe à l'élaboration du syncérébron ; son importance en tant que lieu d'origine du système sympathique rétro-cérébral n'est pas à négliger.

Le ganglion chélicérien prend naissance en arrière du stomodéum et a conservé de ce fait des commissures post-œsophagiennes. Le segment chélicérien effectue une migration latérale vers l'avant, entraînant dans ce mouvement son neuromère qui vient s'accoler au neuromère rostral, alors que ses appendices viennent se placer de part et d'autre du bandeau oculaire.

Nous envisageons fort sérieusement une disparition complète des segments antennaires chez les Aranéides. Nous reviendrons ultérieurement sur cette importante question morphologique.

2° *Ganglion des pédipalpes*. -- Un des points les plus remarquables de l'embryologie de ce ganglion est certainement l'apparition fugace d'un rudiment d'ébauche située entre l'ébauche des chélicères et l'ébauche des pédipalpes. Chez la Dolomède, on observe au neuvième jour du développement une petite papille qui vient se souder au premier article des pédipalpes et dont l'évolution laisse supposer qu'elle donnera les gnathocoxes. J. WAGNER (1894) a signalé les faits similaires chez des embryons d'Acariens (*Ixodes*). Cette « ébauche fugace » permet d'expliquer rationnellement la présence d'un second nerf important issu du ganglion des pédipalpes, en avant du nerf segmentaire (nerf sensoriel des pédipalpes). Ce nerf se retrouve chez toutes les espèces d'Araignées que nous avons pu étudier. Nous supposons que ce faisceau qui, à l'origine, aurait peut-être une signification segmentaire se serait tardivement transformé en un nerf sensoriel, par suite de la disparition du segment. Nous reviendrons plus loin sur cette question.

3° *Ganglions des pattes marcheuses*. — Rappelons que l'innervation du segment est assurée par une paire de nerfs segmentaires, envoyant deux rames (une ventrale vers l'appendice, une dorsale dans la partie dorsale du prosoma). En aucun cas ce nerf n'innervait la musculature en rapport avec le pharynx ou le tube digestif.

4° « *Cauda equina* ». — L'architecture de la *cauda equina* ne fait que préciser le mouvement général en S de tout le système nerveux ; les ganglions abdominaux les plus postérieurs viennent se placer en dessous des autres. L'observation de la structure de cet organe, tout en soulevant d'intéressants problèmes de morphogénèse, permet une meilleure compréhension de la segmentation de l'abdomen de l'Araignée adulte.

CHAPITRE VII

SYSTÈME NERVEUX SYMPATHIQUE

Nous avons déjà eu l'occasion, en 1953 et 1954, de décrire et de définir le système endocrine rétro-cérébral des Aranéides et, si nous y revenons aujourd'hui, ce n'est que pour insister sur les faits nouveaux que nous avons accumulés depuis lors (1). C'est surtout l'organogénèse de ce complexe qui a retenu toute notre attention.

Nous distinguons trois composants de ce système sympathique pro-somatique. Ce sont :

1° Le système stomatogastrique (*sensu stricto*) formé par :

a. Un ganglion frontal venant se souder aux ganglions rostraux au cours de l'organogénèse du « pont stomodéal » (au sens de N. HOLMGREN et B. HANSTRÖM) ;

b. Le nerf récurrent et la branche impaire du nerf rostral.

2° Le système endocrine rétro-cérébral formé par les deux organes de Schneider et les nerfs reliant ceux-ci soit au cerveau, soit entre eux (nerf principal, nerf accessoire, nerf interganglionnaire, nerf pharyngien).

3° La chaîne ventrale paire et les ganglions axillaires.

A. — SYSTÈME STOMATO-GASTRIQUE (s. str.)

Nous comprenons sous le terme de « système stomato-gastrique s. str. » le complexe formé chez les Araignées par le ganglion frontal et le système du nerf récurrent, ainsi que la branche médiane du nerf rostral.

I. — Ganglion frontal (pl. III, fig. 1, 2, 7).

Le ganglion frontal n'est pas individualisé chez l'Araignée adulte. Il est, en effet, intimement soudé aux centres rostraux et forme avec ceux-ci le complexe nommé « pont stomodéal ». On peut cependant considérer la zone médiane d'où émane le nerf récurrent et le nerf rostral comme un territoire « frontal » ; ses racines sont indiscernables dans la masse du neuropile rostral.

(1) En ce qui concerne le système endocrine rétro-cérébral des Mygalomorphes, voir R. LEGENDRE (1958, c).

Si le phénomène de soudure et de compression a dépouillé chez l'adulte le ganglion frontal de toute individualité, il n'en est pas de même pendant la période embryonnaire où son ébauche est encore indépendante.

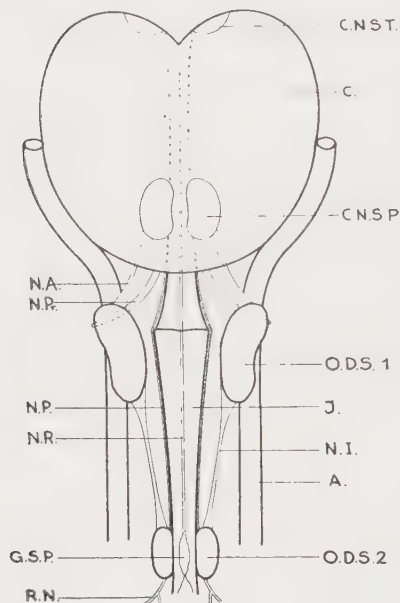


FIG. 45. — Représentation schématique du complexe endocrine rétro-cérébral des Aranéides (vue par la face dorsale) (R. LEGENDRE, 1954, b).

A., aorte ; C., cerveau ; C. N. S. P., groupe des cellules neurosécrétrices (type A) protocérébrales ; C. N. S. T., groupe des cellules neurosécrétrices (type A) de la région chélicérienne ; G. S. P., ganglion supracœsophagien ; J., jabot aspirateur ; N. A., nerf accessoire ; N. I., nerf interganglionnaire ; N. P., nerf pharyngien ; N. Pr., nerf principal des premiers organes de Schneider ; N. R., nerf récurrent ; O. D. S. 1., premier organe de Schneider ; O. D. S. 2., second organe de Schneider ; R. N., ramifications nerveuses quittant les seconds organes de Schneider.

Les épaississements ganglionnaires du nerf récurrent n'ont pas été représentés.

individualisée, facilement reconnaissable sur des coupes sagittales.

— L'ébauche est formée à ce moment d'une douzaine de cellules d'aspect syncytial ; elle est située juste en avant de la courbure de la partie antérieure du tube digestif et n'est pas encore en contact avec la masse nerveuse cérébrale.

Entre-temps, les autres organes ont continué leur développement. La partie antérieure du stomodéum, tout en augmentant de taille, s'est

1^o Embryologie du ganglion frontal (fig. 46 et 47). — A partir du treizième jour de la vie embryonnaire, on peut remarquer, sur des coupes sagittales passant par le stomodéum d'embryons de *Dolomedes fimbriatus*, un léger renflement de la paroi dorsale, prenant l'aspect d'un petit bouton. Si l'on remonte à la « phase de métamérisation », c'est-à-dire vers les huitième et neuvième jours, cette ébauche apparaît comme un simple épaississement dorsal de la couche épithéliale du stomodéum. L'époque où des premières différenciations sont visibles est facilement repérable. En effet, c'est au moment où les deux ébauches du rostre se rejoignent en avant du stomodéum et se soudent en un appendice impair. N. HOLMGREN (1920), qui a étudié la genèse du pont stomodéal chez *Trochosa* sp. (*Salticidæ*), signale des faits analogues. Au seizième jour, l'ébauche du ganglion frontal remonte le long de la paroi stomodéale, non pas activement (elle est toujours liée à cette paroi), mais en suivant passivement le stomodéum qui prolifère et s'enfonce dans le prosoma, entraînant, bien entendu, l'ébauche frontale avec lui.

C'est vers le dix-septième jour de la vie embryonnaire que l'ébauche frontale se sépare de l'épithélium générateur pour former une unité organique

enfoncée vers l'arrière ; l'ébauche du tube digestif, droite à l'origine, s'incurve vers l'arrière à 90° ; ce coude permet de distinguer une portion montante, suivie d'une partie horizontale, d'ailleurs rapidement entourée par d'importantes masses nerveuses en pleine croissance. Le syncérébron est déjà, à cette époque, divisé en différents territoires que les masses de neuropile permettent de distinguer. De haut en bas, on reconnaît : les ébauches optiques, les ébauches cérébroïdes et les ébauches rostrales. Ces dernières sont représentées par une fine couche de neuropile impair située à cheval sur le stomodéum. (A l'observation, on remarque

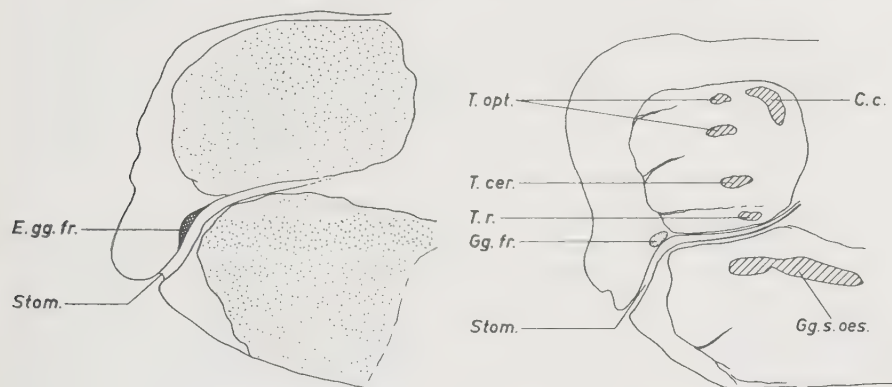


FIG. 46 et 47. — Schémas destinés à illustrer l'intégration du ganglion frontal aux ganglions rostraux.

Fig. 46 : vers le 8-9^e jour. Fig. 47 : vers le 14^e jour. Embryon de *Dolomedes*.

Hachuré, les ébauches du neuropile ; C. C., corps central ; E. gg. fr., ébauche du ganglion frontal ; Gg. fr., ganglion frontal ; Gg. s. œs., ganglion sous-œsophagien ; Stom., stomodéum ; T. cer., territoire cérébroïde ; T. opt., territoire optique ; T. r., territoire rostral.

que la structure de ce centre est paire, mais qu'une fusion médiane lui donne une architecture secondairement impaire.) Le neuropile chélicérien flaque latéralement les centres rostraux (1).

Vers le dix-huitième jour, l'ébauche du ganglion frontal (nous le nommons ainsi par analogie avec le ganglion identique des Insectes) pénètre dans la couche de cellules ganglionnaires formant l'écorce du centre rostral. Pendant quelque temps encore, le ganglion frontal gardera une certaine indépendance vis-à-vis des ganglions rostraux, mais bientôt la fusion sera totale, et il sera alors impossible de discerner la présence d'un ganglion individualisé à ce niveau. Des coupes de larve à l'éclosion ne révèlent qu'un neuropile rostral impair chevauchant le stomodéum (pl. IV, fig. 1). C'est cette masse que G. SAINT-RÉMY (1887) qualifiait de commissure antérieure du tritocérébron et N. HOLMGREN (1920) de pont stomodéal.

(1) Voir R. LEGENDRE, 1956, e.

2^o **Discussion des résultats.** — La question du neuromère rostral des Arachnides a été soulevée pour la première fois par G. POLICE (1901) chez le Scorpion. Pour G. POLICE, le ganglion chélicérien est un ganglion double, formé par la fusion de deux métamères : le métamère rostral et le métamère chélicérien. Les arguments de l'auteur italien sont surtout d'ordre anatomique (innervation des différents territoires). Étudiant l'embryologie du Scorpion, J. MAC CLENDON (1904) observe un neuromère spécial rostral, indépendant des chélicères et se formant en avant de ceux-ci.

La notion de ganglion rostral a été reprise par E. WIREN (1918) chez les Pycnogonides. Le rostre de ces animaux donnerait la partie dorsale de la trompe, qui, de ce fait, aurait la valeur d'une paire d'appendices soudés. Les observations de E. WIREN sur les Scorpions l'amènent à considérer la région rostro-chélicérienne de ceux-ci d'une manière identique à G. POLICE, et l'auteur scandinave distingue donc les ganglions rostraux des ganglions chélicériens.

Cette interprétation a été vigoureusement attaquée par B. HANSTRÖM (1919) et N. HOLMGREN (1920). La genèse du pont stomodéal, telle que l'a décrite HOLMGREN, dénie à cet organe toute valeur métamérique. Nos observations (R. LEGENDRE, 1956, *e*) ne sont pas en accord avec celles de N. HOLMGREN et tendent à démontrer que le ganglion frontal vient s'unir intimement avec les centres rostraux préexistants, et que, de ce fait, le pont stomodéal des Arachnides n'est pas du tout l'homologue d'un simple ganglion frontal, mais représente la somme du ganglion frontal et de ses racines, intégrés au neuromère rostral. Dans leurs grands traits, nos observations confirment les interprétations proposées par G. POLICE et E. WIREN.

Une soudure du ganglion frontal avec d'autres centres ne doit pas être considérée comme exceptionnelle et propre aux Aranéides. R. HEYMONS (1901) a décrit des faits identiques chez les Chilopodes (*Scolopendra*). Chez les Insectes, le ganglion frontal peut, lui aussi, perdre toute individualité. L'homologie entre le ganglion frontal des Araignées et la même formation des autres Arthropodes (Insectes et Myriapodes) ne fait aucun doute. Dans tous les cas, nous avons affaire à une formation nerveuse du stomodéum antérieur qui, chez les Araignées, perd toute individualité anatomique chez l'animal adulte.

3^o **Conclusions.** — Nous admettons que les centres rostraux s'adjoignent pendant la phase prélarvaire un ganglion stomodéal, dont la genèse est identique à celle du ganglion frontal des Insectes. Ce ganglion perd rapidement toute individualité et se fusionne intimement aux centres rostraux. C'est à lui, cependant, qu'il faut rattacher le nerf récurrent et la branche impaire du nerf rostral. L'absence de racines renforce notre opinion.

Le système du ganglion frontal est une formation stomodéale qu'il faut s'attendre à retrouver chez tous les Arthropodes munis d'un stomodéum.

II. — Nerf récurrent.

Le nerf récurrent des Aranéides est un nerf impair longeant la paroi dorsale du tube digestif antérieur (pl. I, fig. 3). Après quelques renflements ganglionnaires, il se termine en donnant le ganglion supra-œsophagien. En cours de route, il innerve essentiellement la musculature dorsale du pharynx.

1° **Origine.** — Des coupes horizontales tangentielles du pharynx nous prouvent l'origine impaire de ce nerf issu des ganglions rostraux. Nous n'avons pas pu, malgré l'utilisation des techniques d'imprégnation argentine, préciser les neurones d'origine de ce nerf.

Le trajet intracérébral du nerf est simple : il longe la paroi dorsale du pharynx (pl. III, fig. 6).

2° **Trajet.** — Dès sa sortie du syncérébron, le nerf se renfle coup sur coup en trois petits ganglions formés de trois à quatre cellules chacun. Aucun nerf ne part de ces renflements ganglionnaires. A ce niveau, les coupes horizontales sont particulièrement instructives. Elles nous montrent les cinq nerfs sympathiques rétro-cérébraux (nerfs pharyngiens, nerfs principaux, nerf récurrent). Le nerf récurrent envoie quelques ramifications nerveuses très fines aux deux branches descendants de l'aorte.

Pendant tout le reste du parcours, le nerf innerve la musculature pharyngienne dorsale. Il se renfle au niveau du second organe de Schneider en un ganglion supra-œsophagien. Quelques ramifications issues de ce ganglion peuvent être suivies : elles vont innerver la musculature postérieure du pharynx et les premiers diverticules de l'intestin proso-matique.

III. — Branche impaire du nerf rostral.

Nous avons eu l'occasion de signaler cette branche impaire médiane du nerf rostral lors de l'étude de celui-ci. C'est une prolongation vers l'avant du nerf récurrent, appartenant comme ce dernier au système du ganglion frontal et n'entrant qu'après coup en rapport avec les deux branches paires du nerf rostral (fig. 33).

Il semble bien que l'innervation de l'énigmatique organe rostral (signalé précédemment) soit assurée par cette branche impaire. On peut l'homologuer d'ailleurs avec beaucoup de vraisemblance au *nervus procurrens* des Insectes.

B. — SYSTÈME ENDOCRINE RÉTROCÉRÉBRAL

Le système endocrine rétro-cérébral comprend les organes de Schneider (R. LEGENDRE, 1953, *b*, 1954, *b*) et leur innervation. Les deux paires d'organes sont reliées entre elles par les nerfs interganglionnaires. Le premier organe est en relation avec le syncérébron par le nerf principal et le nerf accessoire, le second organe est en liaison directe avec les centres nerveux par le nerf pharyngien. Le rôle endocrine de ces formations est indubitable.

I. — Premiers organes de Schneider.

Le premier organe de Schneider est situé en avant de l'endosternite mésodermique prosomatique. Il entoure le premier suspenseur dorsal et se trouve en contact étroit avec l'aorte. Il est en relation avec le cerveau et les seconds organes de Schneider par de nombreux filets nerveux, que nous étudierons ultérieurement.

1° Structure (pl. I, fig. 7). — Nous avons donné (1953, *b* et 1954, *b*) un aperçu de la composition des organes de Schneider 1. Aussi, rappellerons-nous brièvement ici leur structure. Les cellules qui le constituent peuvent être divisées en deux groupes : des cellules nerveuses typiques et des cellules sécrétrices.

— Le premier groupe de cellules se rencontre surtout à la périphérie de l'organe : ce sont des cellules ganglionnaires typiquement bipolaires. Ce type est, chez l'adulte, caractéristique des formations sympathiques de l'Araignée.

— Le second groupe est représenté par des cellules d'assez forte taille, que l'on peut considérer comme des éléments nerveux ayant évolué dans le sens sécréteur. Ces cellules élaborent un produit, reconnaissable par ses affinités tinctoriales différentes de celles des cellules neurosécrétrices du type A. Ces produits élaborés se déversent (ainsi que des produits d'origine neurosécrétrice provenant après migration le long des nerfs du cerveau) dans l'aorte (cf. M. GABE, 1955).

2° Origine embryologique. — Si les premiers organes jouent un rôle prépondérant dans la physiologie de l'Araignée (nous y reviendrons plus bas), leur valeur morphologique est, elle aussi, importante. A notre avis, seule l'organogénèse permet de décider de cette valeur. Or, depuis la parution de nos notes de 1953 et 1954, des homologations hâtives, autant que superficielles, ont été tentées. Aucune ne nous paraît heureuse. C'est dans le but de préciser l'origine de ces organes que nous avons entrepris l'étude embryologique de *Dolomedes fimbriatus*.

Vers le quinzième jour de la vie embryonnaire apparaît au niveau de la jonction chélicéro-rostrale un amas de cellules syncytiales entourées d'un manchon de cellules hypodermiques de type épithélial. Cette ébauche est tout à fait comparable à l'ébauche d'un ganglion axillaire (fig. 48).

Description de l'ébauche. — La zone centrale est formée par des cellules syncytiales, vraisemblablement à potentialités neuroblastiques. On peut dénombrer une vingtaine de cellules, sans aucune individualité. Les cellules entourant cette zone centrale sont en relation avec la couche ectodermique embryonnaire ; elles ressemblent d'ailleurs fort aux cellules hypodermiques ; un fin pédicule les relie à l'hypoderme.

Ce massif cellulaire ne tarde pas à se détacher de l'hypoderme pour entreprendre une migration vers l'arrière. L'ébauche des premiers organes longe alors les faisceaux musculaires latéraux du rostre (dix-septième et dix-huitième jours) et après quatre ou cinq jours vient s'accoler à l'angle antérieur de l'endosternite prosomatique. Cette localisation, réalisée à peu près à l'époque de l'éclosion, persistera pendant toute la vie de l'animal.

Pendant le trajet de l'ébauche, on remarque une intrication totale des cellules de la zone externe (épithéliale) avec celles de la zone interne (neuroblastique). A aucun moment, cependant, une activité sécrétrice quelconque n'est observable. L'ébauche en place est à ce moment difficilement reconnaissable, car elle est à proximité des centres cérébraux en pleine croissance.

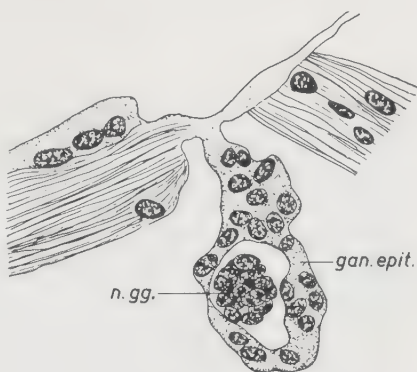


FIG. 48. — Coupe d'un embryon de seize jours (*Dolomedes*) montrant l'ébauche du premier organe de Schneider à l'articulation chélicéro-rostrale. (Duboscq-Brasil, trioxyhém. vert Lumière ; $\times 1\ 000$.)

n. gg., noyaux ganglionnaire ; *gan. epit.*, gangue de cellules épithéliales.

II. — Seconds organes de Schneider (pl. I, fig. 2).

Chez l'Araignée adulte, les seconds organes de Schneider sont accolés à la paroi latérale du jabot aspirateur. Chez les Tégénaires (et les Dolomèdes), ces deux organes se situent au même niveau que le ganglion supra-pharyngien, c'est-à-dire en avant de la zone où les premiers diverticules intestinaux commencent à se former. Chez les *Salticidæ*, par contre, les seconds organes de Schneider ont quitté la paroi pharyngienne et émigrent vers la périphérie de l'endosternite. En effet, à l'inverse des premiers qui occupent toujours une place constante chez les diverses familles d'Araignées, la position des seconds organes de Schneider varie considérable-

III. — Essai d'homologation des organes de Schneider.

L'organogénèse des corps endocernes rétro-cérébraux des Insectes est connue (voir mise au point dans O. PELLICEREAU, 1952). Il nous paraît donc intéressant de comparer celle-ci avec ce que nous avons mis en évidence chez les Aranéides.

On est en droit de reconnaître une grande analogie entre les premiers organes de Schneider et les *corpora allata*. Ces deux formations naissent en tant que différenciations hypodermiques à l'asselle de deux appendices (chélicères et rostre chez les Araignées ; mandibules et maxilles chez les Insectes) et viennent ultérieurement se loger au voisinage de l'aorte. Leur structure histologique est, elle aussi, voisine.

Quant aux seconds organes de Schneider, ils rappellent tout à fait les *corpora cardiaca* des Insectes.

Il est frappant de constater combien l'architecture de ces deux formations est similaire. Cependant, chez les Araignées, les premiers organes de Schneider (= *corpora allata*) se placent avant les seconds organes de Schneider (= *corpora cardiaca*). On peut se demander si ces formations homologues, d'origine similaire, ne sont pas un attribut commun à tous les Arthropodes aériens.

IV. — Neri accessoire des premiers organes de Schneider (pl. II, fig. 3).

Les deux nerfs accessoires forment une liaison directe entre la partie antérieure (supérieure) du cerveau et le premier organe de Schneider.

Origine. — Le nerf est formé par un amas de fibrilles non réunies dans un neurillemme. Son origine est à rechercher au niveau des premiers amas de cellules neurosécrétrices des ganglions optiques : la fibre quitte le cerveau antérieur (= protocérébron) un peu en arrière du corps central.

Trajet. — Il est très court. Après avoir contourné quelques caecums digestifs, ce nerf se jette dans le premier organe de Schneider.

V. — Neri principal du premier organe de Schneider (pl. I, fig. 4 ; pl. III, fig. 8).

Les nerfs principaux des premiers organes de Schneider sont des nerfs relativement volumineux. Ils partent de la partie postéro-inférieure du protocérébron et, après s'être accolés à la paroi latérale des deux crosses aortiques, accompagnent celles-ci jusqu'aux premiers organes, dans lesquels ils se jettent. Il est presque certain, bien que nous n'en ayons aucune preuve formelle, qu'ils innervent en cours de route la paroi aortique.

Ce sont des nerfs importants, tant par leur taille (ce sont des nerfs de grand calibre pour des éléments sympathiques) que par leur rôle. C'est, en effet, par leur intermédiaire que se font les échanges nerveux les plus importants entre le cerveau et les organes de Schneider.

1^o Origine. — Ce sont des coupes horizontales de la région sous-œsophagienne qui nous permettent les meilleures observations. Le point de sortie du nerf est postéro-inférieur au neuromère chélicérien. Cependant, sur un assez court trajet, on voit le nerf descendre entre le neuropile et le neurilemme, puis se diviser en deux fibres ; ce sont les deux racines du nerf principal (fig. 50) :

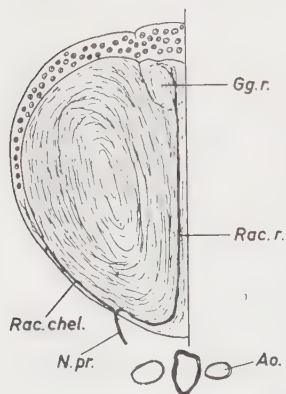


FIG. 50. — Coupe horizontale du cerveau chez *T. derhami* montrant les racines du nerf principal des premiers organes de Schneider. (Bouin, Prenant ; $\times 200$.)

Gg. r., ganglion rostral ;
N. pr., nerf principal ; *Rac. chel.*, racine chélicérienne ;
Rac. r., racine rostrale ;
Ao., aorte flanquant de chaque côté le pharynx.

— La racine externe longue (toujours sous le neurilemme) la paroi latérale du ganglion chélicérien et, après un trajet dirigé obliquement vers le bas, se jette dans les cellules ganglionnaires latérales de ce neuromère. Nous sommes donc en présence ici des cellules nerveuses formatrices de cette racine. Nous remarquerons que cette zone latérale est en continuité directe avec la couche latérale ganglionnaire des ganglions des pédipalpes (1).

— La racine interne est difficile à suivre chez les individus adultes. Néanmoins, on la voit longer la paroi dorsale du ganglion chélicérien et pénétrer dans le neuropile chélicéro-rostral. Elle traverse alors tout ce neuropile vers l'avant pour se jeter dans le ganglion rostral. Malgré nos efforts, nous n'avons pu localiser les cellules mères de ces fibres.

Nous soulignons l'importance considérable, à notre sens, de cette double origine du nerf principal.

2^o Trajet. — Dès sa sortie du cerveau, le nerf principal s'accroche à la paroi latérale de l'aorte et suit celle-ci jusqu'au premier organe de Schneider dans lequel il se jette.

VI. — Nerf interganglionnaire.

Ce nerf relie entre eux les deux organes de Schneider. Nous le considérons comme un prolongement du nerf principal. Il n'émet pendant tout son trajet aucune ramification.

(1) Remarquons qu'en réalité cette zone du ganglion des pédipalpes appartient au territoire du nerf sensoriel et provient en fait de la région du « segment fugace ».

VII. — Nerf pharyngien.

Originaire du ganglion rostral, le nerf pharyngien est, tout au long de son parcours, accolé à la paroi latérale du tube digestif antérieur. Il se rend aux seconds organes de Schneider qu'il innerve. Sur tout son trajet, il envoie de fines ramifications nerveuses à la musculature circulaire du tube digestif.

1° *Origine.* — Les techniques à l'argent montrent qu'un groupe de neurones du ganglion rostral émet les fibres composant le nerf pharyngien (pl. III, fig. 7). Ce sont surtout les coupes horizontales qui permettent les meilleures observations, cependant les arrachages sont fréquents et les coupes convenablement orientées difficiles à réaliser (la présence du pharynx chitinisé étant un obstacle).

Certaines préparations nous montrent cependant ces deux faisceaux extrêmement ténus qui courent le long de la paroi pharyngienne, traversant de part en part le neuropile rostro-chélicérien (fig. 53 ; pl. III, fig. 3 et 7).

2° *Trajet.* — Dès l'apparition d'une musculature propre au tube digestif antérieur, les nerfs pharyngiens s'insinuent entre la couche musculaire latérale et la paroi pharyngienne. Ils longent alors celle-ci jusqu'au second organe dans lequel ils se jettent. En cours de route, ils envoient de nombreuses ramifications nerveuses à la musculature latérale du pharynx ; ils n'entrent jamais en connexion avec un autre nerf.

VIII. — Quelques remarques physiologiques.

L'étude du complexe endocrine rétro-cérébral des Aranéides est encore trop récente pour que l'on puisse lui assigner un ou plusieurs rôles physiologiques précis. Nous avons, bien entendu, essayé des techniques chirurgicales. Nous avons déjà exposé nos échecs dans cette direction. Des recherches actuellement en cours nous permettent cependant de croire à un rôle physiologique important de ces formations. Deux points retiendront particulièrement notre attention.

1° *Les rapports entre les cellules neurosécrétrices et les organes de Schneider.* — Nous avons déjà précédemment (1954, *b*) eu l'occasion d'étudier les rapports entre les cellules neurosécrétrices et les organes de Schneider. De son côté, M. GABE (1954, *b*, 1955), a donné de nombreuses précisions sur ces connexions.

En fait, on observe le long des nerfs accessoires, principaux et interganglionnaires des cheminements de produits de neurosécrétion. Ces produits sont ensuite stockés dans les deux organes où ils s'accumulent sous forme

de larges flaques. Ils ne sont d'ailleurs pas les seuls produits élaborés à se rencontrer dans les organes de Schneider. Ils se trouvent là avec des produits sécrétés par les cellules de l'organe. Si les produits d'origine neuro-sécrétoire ne se rencontrent que pendant les périodes d'activité génitale, les produits propres aux organes se rencontrent pendant toute la vie libre de l'Araignée. C'est principalement au niveau des premiers organes de Schneider que le passage des produits sécrétés dans l'aorte peut être observé.

Les produits de neurosécrétion, qui n'apparaissent qu'à la maturité, semblent jouer un rôle inhibiteur sur les sécrétions propres des organes de Schneider. Ces dernières semblent avoir une influence sur les phénomènes de croissance somatique, et un rapport, encore obscur mais certain, existe entre elles et les cellules endocrines de J. MILLOT (1).

2° *Rythme d'activité.* - Les premiers organes présentent, au cours du développement post-embryonnaire, des changements rythmiques de leur fonction sécrétrice. La période maximum d'activité s'observe vers la moitié de l'intermue. C'est à ce moment que les cellules sécrétrices libèrent les substances élaborées par leur cytoplasme ; c'est aussi à cette époque que l'on peut observer des passages de produits élaborés dans la lumière de l'aorte.

Chez des animaux adultes, l'activité propre des organes de Schneider faiblit visiblement.

La fonction des seconds organes reste énigmatique, car, durant toute la vie de l'animal, leur sécrétion paraît égale, de sorte qu'il est bien difficile de pouvoir leur assigner un rôle quelconque. Il semble bien que ce second organe ne contrôle ni la croissance, ni la sexualité ; seules cependant des techniques expérimentales pourront confirmer cette hypothèse.

3° *Conclusions.* — Il est certain que les organes de Schneider jouent un rôle important dans la physiologie de l'Araignée ; il faut attendre l'application de techniques expérimentales (greffes, ablations) pour pouvoir préciser leur fonction exacte.

C. — CHAÎNE VENTRALE PAIRE ET GANGLIONS AXILLAIRES (2)

Ce système sympathique, qui n'avait pas encore été signalé chez les Chélicérates, a été décrit à propos des ganglions sous-œsophagiens. Aussi, allons-nous très rapidement rappeler son anatomie. La chaîne nerveuse est formée par un fin filet nerveux longeant latéralement les ganglions sous-œsophagiens et se jetant au niveau de chaque neuromère dans un petit

(1) Rappelons que, chez les *Salticidæ*, un nerf relie ces deux formations (nerf coxal). Ce nerf présente des images de cheminement de produits de neurosécrétion (fig. 25).

(2) Voir p. 393.

ganglion secondaire que nous avons nommé « ganglion axillaire » (pl. 1, fig. 5). Cette chaîne remonte de l'arrière à l'avant pour venir se jeter en arrière du syncérébron, au niveau de la partie dorsale du neuropile chélicéro-rostral.

Embryologie. — Chez l'embryon de *Dolomedes*, les ganglions axillaires proviennent d'un bourgeon épithélial de la partie dorsale de l'articulation des pattes ambulatoires. Ce bourgeon, formé d'une dizaine de cellules indifférenciées, ne tarde pas à quitter sa position à l'aisselle des appendices pour venir se loger contre la paroi latérale du neuromère. Cette organogénèse rappelle ce que nous avons observé à propos de la genèse des premiers organes de Schneider. Les ébauches sont visibles juste après l'inversion. Elles se rencontrent accolées aux ganglions vers le quinzième jour de la vie embryonnaire.

Rôle des ganglions axillaires. — Celui-ci est difficile à préciser sans faire intervenir la technique expérimentale. Peut-être forment-ils un centre sympathique autonome de l'appendice (1) ? Leur rôle est essentiellement nerveux, nous n'y avons jamais rencontré de sécrétion.

Quelques remarques anatomiques à propos de la chaîne ventrale paire. — Il est curieux de constater que la chaîne ventrale paire n'entre pas en connexion avec la *cauda equina*. Tout se passe comme si cette formation était essentiellement prosomatique. On peut admettre, cependant, que les neuromères abdominaux ont, eux aussi, possédé à un moment des ganglions axillaires. Pourtant aucune trace de ceux-ci ne persiste chez l'animal adulte et nos recherches chez l'embryon n'ont rien amené de positif dans ce sens. Il serait intéressant de rechercher de telles formations au niveau des grandes filières de certaines Araignées mygalomorphes. Malheureusement, faute de matériel, nous n'avons pu le faire. Chez les espèces indigènes étudiées sous cet angle, nous n'en avons pas trouvé trace.

Le mouvement général de la chaîne latérale n'est pas sans surprendre. Cette remontée en position dorsale de l'arrière à l'avant, ainsi que la disparition du filet nerveux dans la partie postéro-inférieure du neuropile chélicéro-rostral (fig. 45) (rappelons que cette zone est aussi en étroit rapport avec le système endocrine rétro-cérébral), nous permet d'envisager avec beaucoup de vraisemblance une parenté étroite entre la chaîne latérale paire, d'une part, et le système endocrine rétro-cérébral, d'autre part. L'organogénèse plaide en faveur d'une telle parenté. Rien ne nous empêche de considérer alors les organes de Schneider comme des ganglions axillaires transformés, appartenant à la même formation que la chaîne ventrale paire. Nous aurions ainsi, une fois de plus, la preuve de cette

(1) De telles formations sont connues chez les Insectes (cf. J. JANET, « La Fourmi », in L. BOUTAN *Zoologie descriptive*, p. 231-305, Paris, 1900).

anatomie archaïque typique des Aranéides (cf. sacs coelomiques), voisine d'ailleurs de traits extrêmement évolués (céphalisation à outrance du système nerveux central, par exemple). En fait, cette hypothèse en rappelle une autre : celle de l'hypothétique ancêtre annélien, invoqué par les morphologistes, comme étant la souche des Arthropodes.

Nous noterons, toutefois, que cette chaîne latérale paire semble avoir son homologue chez les Opilions. J. C. C. LOMAN (1881, 1903) a fait connaître deux nerfs ventraux paires dont les caractéristiques rappellent étrangement celles que nous avons notées pour les nerfs latéraux des Araignées. Ces nerfs sortent de la masse sous-œsophagienne et vont innervier l'abdomen. On avait longtemps cru que ces nerfs (chez les *Opilio*) se renflaient en des ganglions intestinaux, mais A. KÆSTNER (1935, a) a montré que ces prétendus ganglions n'étaient que des amas de cellules néphrocytaires (et peut-être aussi, à notre avis, endocrines).

Ces nerfs peuvent être suivis à l'intérieur de la masse sous-œsophagienne qu'ils traversent de part en part. Leurs racines sont cérébrales.

Malheureusement, aucun travail précis n'a été entrepris pour étudier à fond leur trajet chez les Opilions (1). Nous soupçonnons fort ces nerfs d'être, tout comme les nerfs latéraux des Aranéides, en rapport avec la portion postérieure des ganglions rostraux et chélicériens. Leur prolongation vers l'avant nous conduira certainement aux formations homologues, chez les Opilions, aux organes de Schneider des Araignées.

Chez d'autres Arthropodes, cette chaîne latérale en continuation avec le sympathique rétro-cérébral a été décrite. C'est surtout chez les Insectes Aptérygotes qu'elle a été mise en évidence d'une façon magistrale, chez les Collembolés, par J.-R. DENIS (1928) ; plus récemment J. CHAUDONNERET (1950) a retrouvé, en gros, la même architecture chez les Thysanoures.

En bref, il ne faut pas négliger la valeur morphologique de la chaîne latérale et des ganglions axillaires. Celle-ci nous permet de mieux saisir la phylogénèse des Aranéides. Il est fort vraisemblable que de telles formations seront retrouvées chez tous les Chélicérates.

D. — REMARQUES GÉNÉRALES ET CONCLUSIONS

Le système sympathique des Aranéides n'a pas été beaucoup étudié depuis A. SCHNEIDER (1892). Pourtant, son importance morphologique et physiologique est immense. C'est pour cette raison que nous en avons repris l'étude anatomique (1953, b, 1954, b). Cependant, pour plus de compréhension, l'étude embryologique s'imposait. Cette dernière nous a donné de précieux renseignements, et, pour conclure, nous rappellerons les trois points essentiels de cette étude :

a. L'observation de la genèse du ganglion frontal nous oblige à rejeter

(1) Voir cependant les travaux récents de M. GABE (1954, c, 1955) et de H. HERLANT-MEEVIS et J. NAISSÉ (1957).

l'interprétation de N. HOLMGREN-B. HANSTRÖM du pont stomodéal. Nous croyons avoir prouvé que cette formation anatomique provient d'une fusion secondaire d'un ganglion frontal (= stomodéal) avec les neuromères rostraux préexistants. A ce ganglion frontal, disparu chez l'adulte, se rattachent les nerfs impairs stomato-gastriques : nerf récurrent (+ ganglion suprapharyngien) et branche impaire du nerf du rostre.

b. La genèse des organes de Schneider n'est pas sans rappeler les faits identiques décrits chez les Insectes à propos des organes endocrines rétrocébraux. Le premier organe naît sous forme d'un bourgeon épithélial à la jonction chélicéro-rostrale. Il émigre ensuite en avant de l'endosternite prosomatique. Il faut donc l'homologuer avec les « corpora allata » des Insectes. Le second organe naît au niveau du tube digestif antérieur ; c'est donc aux *corpora cardiaca* des Insectes qu'il faut le comparer.

Un point essentiel, à notre avis, consiste dans les rapports étroits qui unissent ces formations rétrocébrales aux centres rostraux.

c. Le caractère archaïque de la chaîne latérale et des ganglions axillaires mérite d'être souligné. En envisageant le rapport entre ces formations et les organes endocrines rétrocébraux, on retrouve le schéma typique de l'ancêtre annélidien hypothétique des Arthropodes. Ceci rappelle fortement ce qui a été mis en évidence chez les Insectes Aptérygotes.

Nous reviendrons, dans le chapitre consacré à la morphologie, sur ces considérations.



CHAPITRE VIII

LA SEGMENTATION DE LA RÉGION ANTÉRIEURE DES ARAIGNÉES

« *Die Cheliceraten sind in den bisherigen Theorien zur Kopfsegmentierung in Verhältnis zu den anderen Articulatengruppen fast immer stiefmütterlich behandelt worden.* » (H. WEBER, 1952.)

Cette phrase de H. WEBER résume clairement la situation : les morphologistes se sont, jusqu'ici, fort peu intéressés aux Chélicérates. Il faut peut-être rechercher les causes de ce peu d'intérêt dans le fait que les Chélicérates sont encore anatomiquement mal connus. Dans ce chapitre, nous allons tenter d'exposer nos idées sur la segmentation de la région antérieure des Aranéides, en nous basant essentiellement sur nos données d'anatomie nerveuse.

Nous rappellerons tout d'abord, dans un premier chapitre, quelques définitions morphologiques. Le second chapitre sera consacré à un aperçu historique des différentes interprétations proposées par les auteurs antérieurs. Dans un troisième chapitre, nous exposerons les critères de la segmentation, suivi d'un quatrième chapitre où nous rappellerons, en les interprétant, nos données anatomiques. Le cinquième et dernier chapitre sera consacré aux interprétations morphologiques que nous proposons.

A. — Rappels morphologiques.

La région antérieure des Arthropodes est une région complexe dont les composants ont subi le phénomène de céphalisation. On y distingue classiquement deux parties (A. VANDEL, 1949) :

- 1^o Une région primitive (région céphalique primaire ou acron) ;
- 2^o Une région surajoutée (région céphalique secondaire).

Chez les Annélides, l'ouverture buccale s'ouvre entre l'acron et le premier segment ; mais, chez les Arthropodes, cette situation idéale n'existe plus : la bouche a une tendance à être rejetée vers l'arrière. A la suite de cette migration, plusieurs somites, primitivement post-buccaux, passent en position prébuccale. On les nomme : *prosthomères*. Quant aux segments restés post-oraux, ils sont nommés *opisthomères*.

Beaucoup de morphologistes considèrent la position de l'orifice buccal comme stable et interprètent le passage des somites post-buccaux à l'avant

de cette région comme un déplacement de segments. Pour d'autres, c'est la bouche qui émigre. En fait, les deux interprétations ne sont pas opposées, car tout n'est que relatif et ne change absolument rien aux faits eux-mêmes.

Les opinions émises par les morphologistes les plus autorisés divergent dans l'interprétation de l'acron. Pour les uns, ce ne serait qu'une région très réduite, rudimentaire et reconnaissable seulement chez l'embryon ; pour les autres, l'acron formerait la majorité du cerveau.

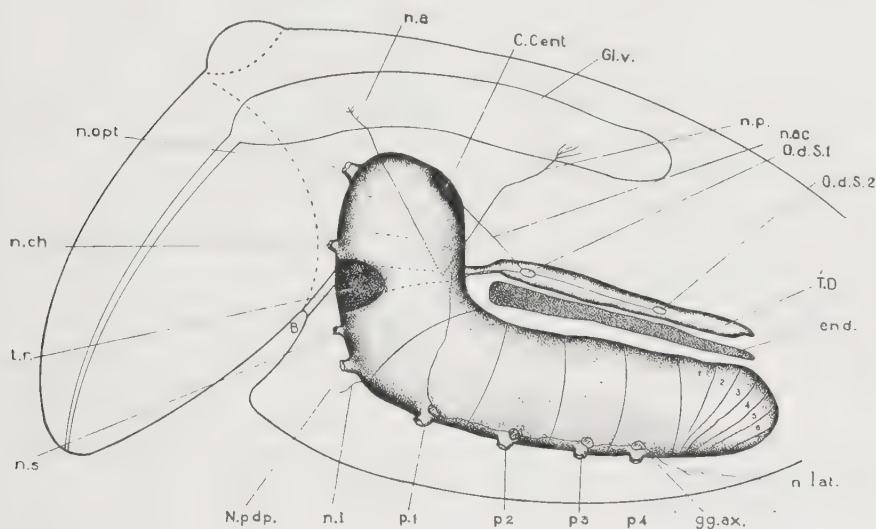


FIG. 51. — Schéma illustrant la segmentation du système nerveux central des Aranéides.

B., bouche ; *C. cent.*, corps central ; *end.*, endosternite ; *gg. ax.*, ganglions axillaires ; *Gl. v.*, glande à venin ; *n. a.*, nerf antérieur de la glande à venin ; *n. ac.*, nerf accessoire du premier organe de Schneider ; *n. ch.*, nerf chélicérien ; *n. i.*, nerf impair ; *n. lat.*, nerf latéral ; *n. opt.*, nerf optique ; *n. p.*, nerf postérieur de la glande à venin ; *n. pdp.*, nerf des pédipalpes ; *n. s.*, nerf sensoriel ; *O. d. S. 1*, premier organe de Schneider ; *O. d. S. 2*, second organe de Schneider ; *T. D.*, tube digestif ; *t. r.*, territoire rostral.

p. 1, *p. 2*, *p. 3*, *p. 4*, nerfs se rendant aux différentes pattes ambulatoires ; *1*, *2*, *3*, *4*, *5*, *6*, *7*, ganglions formant la *cauda equina* (nerfs abdominaux non représentés).

En dehors de toute interprétation morphologique, on reconnaît six segments céphaliques qui sont dans l'ordre :

Le segment préantennulaire = *pA*, l'antennulaire = *A1*, l'antennaire = *A2*, le mandibulaire = *Mb*, le maxillaire = *mx1*, le maxillaire = *mx2*.

De nombreux auteurs admettent cependant la participation d'un somite supplémentaire à la formation de la tête de l'Arthropode.

J.-R. DENIS (1928) reconnaît l'existence d'un segment superlingual chez les Insectes. Ce serait le premier segment en arrière de la bouche actuelle. Il existe certainement une parenté assez étroite entre cette formation et les paragnathes des Crustacés (J. CHAUDONNET, 1956).

B. — Évolution des idées sur la segmentation de la région antérieure des Aranéides.

1^o *Interprétation de G. Saint-Rémy (1887).* — Le débat s'ouvre en 1887 avec la publication des travaux fondamentaux de G. SAINT-RÉMY. Après une étude anatomique extrêmement poussée du cerveau des Arachnides (c'est certainement un des meilleurs travaux ayant paru sur la question), l'auteur arrive aux conclusions suivantes :

La partie antérieure du cerveau est formée par un protocérébron, contenant les masses optiques ;

Le deutocérébron a totalement disparu ;

Le tritocérébron est formé par les ganglions rostraux ;

Les chélicères appartiennent au segment mandibulaire et sont homologues aux mandibules.

Cependant G. SAINT-RÉMY revient, au cours de son mémoire, sur quelques-unes de ses interprétations. C'est ainsi qu'il lui arrive d'homologuer le ganglion chélicérien au tritocérébron (certaines fibres stomatogastriques semblent en être issues). La question est de savoir si le ganglion chélicérien est mandibulaire ou alors tritocérébral. En fait, ce flottement dans l'interprétation de G. SAINT-RÉMY va se retrouver dans la plupart des interprétations ultérieurement proposées.

H. VIALLANES (1893), qui n'avait que peu d'expérience des Arachnides, se croit autorisé à voir dans les ganglions rostraux un centre deutocérébral et divise ainsi le cerveau des Arachnides :

Un protocérébron = masse optique ;

Un deutocérébron = ganglions rostraux ;

Un tritocérébron = ganglion des chélicères.

L'argumentation de H. VIALLANES n'a pas été retenue, car il semble démontré que les ganglions rostraux ne peuvent correspondre à un centre deutocérébral.

2^o *Interprétation de E. S. Goodrich (1898) et R. Lankaster (1905).* — Pour E. S. GOODRICH et R. LANKASTER, l'acron a totalement disparu chez les Chélicérates, seuls deux prosthomères forment la partie antérieure du cerveau : le premier porte les yeux et est innervé par le ganglion optique, le second porte les chélicères et est innervé par le ganglion chélicérien. A cet ensemble vient s'ajouter le segment rostral (invoqué par G. POLICE, 1901), dont le neuromère forme le ganglion rostral.

Cette interprétation ne présente actuellement que peu d'intérêt. Il est, en effet, prouvé que le segment chélicérien n'est pas un prosthomère.

3^o *Interprétation de N. Holmgren (1916).* — A la suite d'une étude histologique fort poussée du cerveau des Chélicérates, N. HOLMGREN divise le cerveau des Arachnides en deux parties fondamentales qui sont

un proto-deutocérébron (formant la masse optique) et un tritocérébron (formé du ganglion chélicérien + centre rostral).

Cette interprétation est séduisante. Cependant, comme le souligne E. WIREN (1918), elle présente une grave lacune. Il est en effet difficile d'admettre que le tritocérébron, en tant que ganglion unique, présente à la fois une commissure précesophagienne (centre rostral = pont stomodéal) et des commissures post-césophagiennes.

4^o Interprétation de A. Petrunkevitch (1922). — A. PETRUNKEVITCH invoque, non sans raison, un nombre plus élevé de somites céphaliques ; cinq en tout, qui se répartissent de la manière suivante : un somite oculaire portant les yeux médians antérieurs ; un somite portant les yeux latéraux ; un somite rostral ; un somite chélicérien ; un somite palpaire, portant les pattes marcheuses.

Il y aurait, de plus, quelques « métamères » acroniens supplémentaires (on ne sait trop ce que A. PETRUNKEVITCH entend par « acron » !) sans que soit précisé lesquels, ni ce qu'ils sont devenus.

L'imprécision de cette interprétation la fit rapidement abandonner. Elle a pourtant le mérite d'invoquer un nombre suffisant de métamères, et surtout de ne pas tenter à tout prix une homologation de certaines parties du cerveau des Chélicérates avec une partie correspondante du cerveau des autres Arthropodes.

5^o Interprétation de N. Holmgren et B. Hanström (1928). La description par N. HOLMGREN (1920) de la genèse du pont stomodéal chez les Araignées permit à N. HOLMGREN et à B. HANSTRÖM d'expliquer rationnellement la prétendue commissure précesophagienne du tritocérébron : ce serait une masse sympathique secondairement immigrée dans le cerveau. B. HANSTRÖM, à la suite de nombreuses recherches, adopte les vues de N. HOLMGREN et les étend à tous les Arthropodes. Pour lui, la masse antérieure du cerveau des Arachnides est formée par un centre acronien impair, le deutocérébron (lui aussi acronien) a totalement disparu chez les Chélicérates, le tritocérébron est représenté par le ganglion des chélicères auquel s'adjoint le pont stomodéal d'origine sympathique. Ceci fait des chélicères les homologues des antennes 2 des Crustacés.

Cette théorie, extrêmement simple, est actuellement universellement acceptée et les morphologistes, ainsi que les arachnologues les plus autorisés, la partagent (R. SNODGRASS, 1948 ; J. MILLOT, 1949 ; A. KÆSTNER, 1951).

Cependant, une critique peut être adressée à cette interprétation. Elle ne tient aucun compte des faits embryologiques et néglige, par exemple, l'importante question des sacs cœlomiques préchélicériens.

6^o Interprétation de P. Iwanoff (1928) et L. Störmer (1941). — Pour P. IWANOFF, au moins quatre somites participeraient à l'élaboration de la tête des Chélicérates, sans qu'il précise lesquels. L. STÖRMER

reprend ces arguments et, en les confrontant avec ses observations sur les Trilobites, attribue une origine polyphylétique aux Chélicérates.

7^o Interprétation de G. Ferris et B. Firstman (1954). — B. FIRSTMAN (1954), au cours d'une étude anatomique de l'Araignée orthognathe *Eurypelma californicum* Ausserer, applique strictement les conceptions morphologiques de G. FERRIS et arrive aux conclusions suivantes :

Le nerf rostral et le nerf stomodéal (= récurrent ?) proviennent du premier segment dont le ganglion est le ganglion rostral.

Les nerfs hypopharyngiens (= nerfs pairs du rostre ?) et le nerf clypéal (= nerf antérieur de la glande à venin ?) proviennent du second segment.

Les deux nerfs optiques (nerfs des yeux médians antérieurs + nerfs des yeux latéraux) ainsi que le nerf des chélicères appartiennent au segment 3, qui aurait perdu son ganglion ventral.

Trois nerfs des pédipalpes relèvent du segment 4.

Il en est de même pour les segments 5, 6, 7, 8 des pattes marcheuses.

Un nerf du pédicule (= segment 9).

Un tronc nerveux médian se rend dans l'abdomen et y innerve toute la musculature.

On ne peut trouver qu'une explication logique à cette interprétation quelque peu étonnante : c'est que les Araignées orthognathes sont morphologiquement fort différentes des Labidognathes, ce qui nous surprend.

Ainsi, les interprétations proposées sont nombreuses et fort variées. Elles concordent en un seul point : l'absence de deutocérébron chez les Chélicérates (à part H. VIALLANES, 1893). Elles ont aussi toutes le même défaut : celui de ne pas tenir compte des données embryologiques.

C. — Remarques au sujet des critères de la segmentation.

Vouloir étudier la segmentation d'un Arthropode est une entreprise difficile. Rien n'est plus sujet à caution que la délimitation des segments et des critères de celle-ci. Chez les Annélides, par exemple, le corps adulte a gardé toute sa métamérisation et les segments se répètent sans grand changement dans leur anatomie. Si l'on remonte dans la hiérarchie des Articulés, cette belle harmonie disparaît ; par contre, chaque organe présente sa segmentation qui n'est plus forcément celle des autres organes. Prenons l'Araignée comme exemple et essayons, chez l'adulte, de retrouver un véritable segment. Ceci sera impossible à cause de la migration des organes. Plus on va de l'avant vers l'arrière, plus les organes se sont déplacés, ainsi le système nerveux abdominal est venu se loger dans le prosoma tout en télescopant ses éléments : un segment ectodermique abdominal adulte ne renfermera donc plus de neuromère.

(Chez les embryons (à la phase des ébauches), chaque somite est construit suivant un plan rigoureux qui rappelle l'Annélide : la segmentation est

encore complète, mais, dès la phase larvaire, chaque organe définitif conserve une segmentation propre et mène une vie indépendante à l'égard des autres composants. L'étude anatomique de la segmentation d'un organe rappelle l'évolution de cet organe et de cet organe seul.

Peut-être l'étude de la musculature conduit-elle à des conclusions légèrement différentes de celles du système nerveux. Il serait fort imprudent de fonder des conclusions générales sur l'étude d'un seul système. Il est pourtant certain qu'une véritable hiérarchie des critères doit exister. Pour nous, et c'est la raison de ce travail, le système nerveux est plus précoce dans son organogénèse et plus stable. Il trahit certainement une segmentation plus ancienne que la segmentation musculaire qui ne se forme que plus tard à partir d'un autre feuillet. Cependant, comme nous le signalions précédemment, il semble que les mouvements d'organes soient les plus faibles dans la région antérieure, et qu'à cet endroit vraisemblablement les deux segmentations peuvent se superposer.

Nous avons restreint notre étude au seul système nerveux. C'est donc à partir des données de l'anatomie nerveuse que nous construirons nos interprétations. Nous nous attendons à ce qu'elles soient révisées, lorsqu'une étude précise des autres organes aura été réalisée chez l'Araignée.

D. — Rappel des données anatomiques.

1^o *Valeur de l'acron chez les Aranéides.* — La morphologie externe ne nous renseigne que peu sur ce point, et nous sommes forcés d'avoir recours à l'anatomie. On sait que, chez les Arthropodes, la région acronale se transforme totalement en un territoire sensoriel, et l'on admet que la région céphalique primaire porte les organes visuels. Nous n'accordons pas à l'acron des Aranéides l'importance énorme attribuée à ce territoire par B. HANSTRÖM. En toute objectivité, seule la portion impaire dont nous avons suivi la genèse chez l'embryon de Dolomède mérite le nom d'archicérébron. Nous avons là un acron typique, qui, bientôt, va être rejeté en arrière pour persister chez l'adulte sous forme de corps central.

Les centres optiques, issus des fossettes semi-lunaires et en partie des vésicules latérales, sont certainement en partie acroniens, et en partie pré-antennulaires. En fait, nous avons beaucoup de mal à interpréter cette région. Il serait séduisant d'y voir des vestiges de somites, actuellement disparus, situés entre le territoire acronien et le territoire préantennulaire (A. PETRUNKEVITCH envisage une solution similaire). Nous verrons que, chez les Trilobitomorphes, P. HUPÉ (1953) met en évidence de tels segments. La présence d'une musculature propre aux yeux médians antérieurs ne plaide pas en faveur d'un territoire acronien. Elle peut cependant provenir d'ailleurs et venir secondairement s'intégrer au territoire optique.

Il semble que l'on doive rattacher au territoire externe acronien la partie antérieure du rostre. En effet, l'étude de l'énigmatique « glande du

rostre » (1953) nous permet de l'interpréter comme le vestige d'un appareil sensoriel acronien. Ce territoire aurait été incorporé au rostre lors de la genèse de celui-ci. N'oublions pas que la « glande » est, comme nous avons pu le montrer, en relation avec les centres rostraux qui ont absorbé au cours de leur embryogénèse l'homologue d'un ganglion frontal auquel nous rattachons le système stomato-gastrique (*sensu stricto*) (= nerf récurrent + branche impaire du nerf rostral). Chez les Collembolés, J.-R. DENIS (1928) a montré les connexions étroites qui existent entre les formations épithéliales sensorielles acroniennes (situées sur le clypéolabre) et le système du ganglion frontal. L'on peut se demander si cette architecture n'est pas un héritage commun à tous les Arthropodes.

Nous résumerons de la manière suivante nos conceptions du territoire acronien chez les Aranéides :

- Un archicérébron impair (= corps central) ;
- Domaines des ganglions optiques (avec quelques doutes !) (centre des yeux médians) ;
- Face antérieure du rostre avec un organe sensoriel épithélial : la « glande du rostre », en liaison avec le ganglion frontal.

2° Ganglion cérébroïde. — Ce centre nerveux situé sous les masses optiques n'innervé aucun organe, ce qui rend son interprétation difficile. Il naît à partir des vésicules latérales. Or, nous avons vu sur les bords de ces vésicules un petit bouton fugace que l'on peut interpréter comme une ébauche d'appendice. Un des sacs cœlomiques préchéléricien doit aussi lui être attribué (ce qui renforce notre interprétation métamérique de cette région). La position de ce centre, placé immédiatement à l'arrière des centres acroniens, permet de le considérer comme appartenant à un métamère préantennulaire. Nous homologuons, de ce fait, la région du ganglion cérébroïde au territoire préantennulaire des autres Arthropodes.

3° Ganglion rostral et rostre. — C'est au sujet de la région rostrale que les interprétations morphologiques divergent le plus. Peu d'organes ont, en effet, été aussi controversés que le rostre. Nous lui accordons une valeur d'appendice. Ses rapports avec le centre rostral n'excluent pas une analogie entre lui et les appendices de la portion labrale du tritocérébron des Insectes et des Crustacés. Il est d'ailleurs plus commode d'envisager deux segments comme participant à la formation du tritocérébron des Antennates : un segment A2 et un segment labial (= rostral, superlingual). Chez les Araignées, le segment antennaire a disparu et seul le ganglion rostral conserve la valeur d'un tritocérébron. Nous ne croyons pas pouvoir cependant l'homologuer aux ganglions des superlingues des Insectes, car ses commissures sont dorsales (pl. III, fig. 2). Or, l'on sait que les superlingues sont d'origine ventrale et remontent après coup en position prébuccale. En aucun cas leurs commissures ne peuvent être alors sus-cœsophagiennes.

La position du rostre n'est pas identique chez les différentes familles d'Arachnides (1).

Chez les Pseudoscorpions et les Solifuges, le rostre est en position latérale par rapport à la bouche.

Chez les Solifuges, il semble, à première vue, que la bouche s'ouvre au sommet du rostre. Mais il n'en est rien. A. KÆSTNER (1938) a montré que l'orifice buccal de ces Arachnides s'ouvre, en réalité, entre les hanches des pattes-mâchoires, en arrière du rostre, l'orifice rostral n'étant qu'un orifice buccal secondaire.

La bouche des Palpigrades se présente sous la forme d'une tente au sommet du tubercule limité par le rostre au-dessus et par l'hypostome au-dessous, tout ce complexe étant partiellement fusionné et fortement musclicarisé.

Au voisinage des Chélicérates, les Pycnogonides présentent des pièces buccales très intéressantes : la bouche est portée par une trompe bordée de trois lèvres : une dorsale et deux latéro-ventrales. D'après E. WIREN (1918), la portion dorsale de la trompe correspond à deux appendices rostraux fusionnés.

La région du rostre des Chélicérates est certainement d'un très haut intérêt morphologique. Une étude approfondie de cette région (étude qui reste à faire) amènera bien des précisions fort importantes.

4° Ganglion chélicérien et chélicères. Le ganglion chélicérien est un ganglion important, tant par son volume que par la position clef qu'il occupe dans l'ensemble du syncérébron.

Ce neuromère, d'origine postbuccale, innerve les chélicères et leur dépendance (glance à venin). Les chélicères sont les pièces péribucales les plus importantes de l'Araignée. Ce sont, en effet, leurs seuls organes de préhension et de rétention des proies et il est normal qu'ils soient parfaitement innervés, d'où l'augmentation en volume du ganglion correspondant.

Au cours de la vie embryonnaire, les chélicères se sont déplacées pour venir surplomber le rostre ; leur neuromère a accompli la même migration et occupe une position latérale par rapport au stomodéum.

La plupart des auteurs considèrent les chélicères comme des organes homologues des antennes 2 des Crustacés (leur neuromère correspondant à un tritocérébron). D'autres les verraient plutôt comme homologues des mandibules. Des raisons physiologiques nous font croire que ce sont des mandibules modifiées.

5° Ganglion des pédipalpes et pédipalpes. Nous avons montré que ce ganglion était en réalité un ganglion mixte, formé par la fusion de deux ébauches nerveuses (2). Chez l'adulte, le nerf antérieur, que nous nommons « nerf sensoriel » trahit cette double origine.

Chez l'adulte, le nerf sensoriel double le trajet du nerf segmentaire. Il

(1) Chez les *Galeodes*, le rostre porte à sa partie supérieure deux paires de très petits appendices. E. BLANCHARD (1860) les assimile aux mandibules et aux mâchoires.

(2) On peut considérer ces deux ébauches comme provenant de la division secondaire d'une seule ébauche. C'est ce que nous admettons actuellement.

semble prématuré peut-être de considérer ce « segment fugace » comme un véritable somite. Cependant, J. WAGNER (1892) n'a pas hésité à le faire pour les *Ixodes* (Acariens).

E. — Conclusions morphologiques.

Dans ces conclusions, nous allons tenter d'intégrer nos observations et de proposer une série d'interprétations morphologiques permettant de relier les Araignées aux autres Arthropodes. Nous rappelons que nos conclusions sont basées essentiellement sur l'observation du système nerveux et, de ce fait, ne prétendent nullement trancher la question si complexe de la segmentation des Aranéides.

1^o Région antérieure du cerveau. Suivant les conceptions classiques, défendues par B. HANSTRÖM et R. SNODGRASS, cette région est essentiellement acronale : le protocérébron et le deutocérébron des Antennates sont des centres acroniens. Cette conception n'explique pas tout. Ainsi, chez les Insectes (H. WEBER, 1954), le segment préantennulaire fournirait la première commissure protocérébrale ; chez les Onychophores (O. PFLUGFELDER, 1948), ce premier segment viendrait s'intercaler entre le proto- et le deutocérébron. Dans ce cas (*contra* B. HANSTRÖM et R. SNODGRASS), seul le protocérébron aurait valeur de prosthomère, les segments suivants seraient à classer parmi les opisthomères.

Chez les Araignées, la région antérieure peut être interprétée de trois manières différentes :

a) Première thèse sur la segmentation de la région antérieure du cerveau des Aranéides. — La région antérieure du cerveau est formée par trois territoires nerveux : un territoire archicérébral impair (donnant le corps central) ; deux territoires oculaires (il serait imprudent de vouloir parler de neuromères) formant les centres des yeux latéraux et principaux.

Seul le corps central pourrait être envisagé comme acronien. Quant aux territoires oculaires (provenant des fossettes semi-lunaires), il faudrait les envisager comme appartenant à un (ou des ?) segment immédiatement post-acronien, homologue au segment X des Trilobites, mais qui aurait perdu tout caractère de somite ; la musculature des yeux médians antérieurs serait le vestige du coelome de ces métamères.

Au territoire nerveux de ces métamères, viennent en partie s'ajouter des éléments nerveux originaires des vésicules latérales (= préantennulaires).

C'est à cette interprétation que nous adhérons actuellement. En effet, la présence d'une fine cloison conjonctive entre les deux centres optiques, ainsi que la répartition des cellules neurosécrétrices du type A (R. LEGENDRE, 1956, *b*), sont favorables à cette interprétation. Le comportement différent des deux sortes d'yeux lors de l'adaptation au milieu cavernicole est dû, à notre sens, non point à une origine métamérique différente, mais à une organogénèse particulière.

b) Seconde thèse sur la segmentation de la région antérieure du cerveau. —

On pourrait considérer le corps central et les territoires oculaires comme appartenant à l'acron, ce qui nous permettrait de considérer toute la région oculaire comme acronienne et comparable à un archicérébron. Nous ne sommes pas partisan de cette interprétation, car la région oculaire est complexe et présente chez l'embryon des *sacs cœlomiques*, ce qui est incompatible avec un territoire acronien (fig. 26 ; pl. IV, fig. 7).

c) Troisième thèse sur la segmentation de la région antérieure du cerveau.

— En admettant le corps central comme seul centre acronien, on serait en droit d'admettre que le centre des yeux latéraux corresponde à un centre deutocérébral et que le centre des yeux principaux soit homologable à un centre préantennulaire. Rien ne s'oppose à cette conception, cependant, nous ne pouvons y adhérer. En effet, si nous considérons l'ancienneté des Aranéides (d'origine silurienne) et que, d'autre part, nous considérons la morphologie du cerveau des Arthropodes plus récents, nous sommes obligé de constater que les neuromères les plus antérieurs tendent à disparaître. C'est ainsi que chez les Insectes relativement récents, le ganglion préantennulaire (problématique !) n'existe plus chez l'adulte. Chez les Araignées, paléontologiquement plus anciennes, il faut s'attendre non pas à une simplification de la région antérieure, mais bien à une complication de celle-ci, complication que cette troisième thèse ne dégage pas suffisamment.

2° Ganglion cérébroïde. — Ce ganglion provient de la prolifération des cellules des vésicules latérales. Nous accordons une grande importance aux ébauches fugaces bordant celles-ci. Nous considérons ce ganglion comme préantennulaire. Quelques-unes de ces cellules passent au service du territoire optique, mais, en gros, leur fonction reste une fonction de coordination nerveuse, ce qui justifie sa dénomination. Chez l'adulte, le territoire préantennulaire ne porte aucun appendice.

3° Tritocérébron. — Le rattachement du système sympathique rétro-cérébral aux centres rostraux, ainsi que les contacts étroits contractés par ces centres avec le ganglion frontal nous obligent à considérer le territoire du neuromère rostral comme le tritocérébron des Aranéides. Comme chez les Insectes, seule la portion labrale (= rostrale) du tritocérébron persiste, son centre antennaire ayant disparu.

On pourrait, bien entendu, envisager l'hypothèse : ganglion chélicérien = centre antennaire tritocérébral, mais cette hypothèse se heurte à quelques difficultés dont la plus grande est certainement le passage à la fonction nutritive de ses appendices (capture et rétention des proies).

4° Ganglion chélicérien et chélicères. — Les raisons précitées nous invitent à considérer le ganglion chélicérien des Araignées comme un ganglion mandibulaire et, de ce fait, les chélicères peuvent être compa-

rées à des mandibules. La position du ganglion, la conformation de l'appendice et son rôle sont conformes à cette interprétation.

5° *Segment fugace et somite des pédipalpes.* — On peut interpréter de deux manières différentes la région du segment fugace et du somite des pédipalpes.

Première thèse. — Segment fugace et segment des pédipalpes proviennent de la division secondaire d'un somite des pédipalpes (au sens large). Dans ce cas, il n'y a aucune difficulté à interpréter morphologiquement ce territoire.

Seconde thèse. — Nous avons affaire à deux segments. Dans ce cas, le segment fugace prend immédiatement une importance considérable, il évoque immédiatement un segment d'une lèvre inférieure ; cependant, nous n'avons pas vu de rapports directs entre lui et le ganglion frontal. Il serait intéressant de savoir si ce « somite » naît en avant du somite chélicérien (1). Dans ce cas, il faudrait sérieusement envisager l'hypothèse : chélicères = antennes 2. Il est beaucoup plus probable que le segment des chélicères lui soit antérieur.

Il serait important de savoir si le nerf sensoriel est à rapporter au sympathique ; nous n'en avons aucune preuve jusqu'ici.

Si l'on admet l'hypothèse : somite fugace = somite des superlingues (des Insectes) et que l'on considère la commissure sus-cesophagienne du ganglion rostral, on peut être tenté de voir dans ces deux formations le véritable tritocérébron des Aranéides. En effet, le ganglion rostral représenterait la portion antennaire du tritocérébron (le rostre prendrait, de ce fait, valeur d'antennes 2) et le domaine du nerf sensoriel prendrait la valeur de la portion labrale du tritocérébron.

On voit donc l'importance de ce somite fugace pour le morphologiste. Si la seconde thèse s'avère exacte, il faudra reviser nos conceptions sur la segmentation antérieure des Aranéides.

6° *Conclusions.* — Nous résumerons nos conceptions morphologiques de la région antérieure des Aranéides dans le tableau suivant :

SEGMENT.	GANGLION.	APPENDICES.
Acron.	Corps central.	—
Métamère (s ?) X.	Territoires oculaires.	—
Métamère préantennulaire.	Ganglion cérébroïde.	Appendice fugace des vésicules latérales.
Tritocéphalon.	Ganglion rostral.	Rostre.
Segment chélicérien.	Ganglion chélicérien.	Chélicères.
Segment fugace (?).	—	—
Segment des pédipalpes.	Ganglion des pédipalpes.	Pédipalpes.

(1) Recherches en cours ; les résultats obtenus sont encore douteux ; voir p. 449.

CHAPITRE IX

LES ARAIGNÉES DANS L'ENSEMBLE DES ARTHROPODES

Une comparaison des Araignées avec d'autres Arthropodes, surtout les formes voisines des Chélicérates, ne peut être que fructueuse. C'est ce que nous allons tenter, en rappelant, bien entendu, quelques données anatomiques de ces groupes.

A. — Comparaison avec les Trilobitomorphes.

On s'accorde actuellement pour placer les Trilobitomorphes au voisinage des Chélicérates. Ces fossiles sont anatomiquement mal connus, cependant l'étude détaillée de leur morphologie externe permet de tirer certaines conclusions quant à leur morphologie interne (L. STÖRMER, 1941 : P. HUPÉ, 1953).

P. HUPÉ (1953) donne une interprétation intéressante de la région antérieure des Trilobites : à l'avant se trouve la région formée par le rostre et l'hypostome et qui a la valeur d'un segment. Ce premier territoire est suivi par la bosse frontale, non segmentée, mais ayant la valeur de plusieurs segments soudés. Vient ensuite le segment X qui ne semble pas avoir d'homologue chez les Arthropodes actuels.

On trouve ensuite : le segment préantennulaire portant une paire d'appendices (= préantennes) uniramés; le segment antennulaire portant une paire d'appendices uniramés (= antennes 1) ; quatre segments post-buccaux porteurs d'appendices, dont le premier serait homologable au segment des antennes 2.

Cette interprétation montre clairement que l'Arthropode archaïque (chronologiquement parlant) devait avoir une région antérieure beaucoup plus complexe que l'Arthropode actuel. Les Trilobites en fournissent un exemple frappant. Nous voyons apparaître chez elles, en avant du segment antennaire, une série de somites qui font totalement défaut chez les Arthropodes récents. Ainsi, les préantennules sont fonctionnelles chez les adultes, alors qu'elles n'existent plus chez les Arthropodes actuels (Araignées, Scolopendre) que comme des ébauches embryonnaires transitoires, dépourvues d'appendices chez l'adulte. A l'avant de ce segment préantennulaire (dont l'existence est encore problématique chez les Insectes ; voir H. LEUZINGER et coll., 1926) se situe, chez les Trilobites, un segment sans appendice : le segment X. A l'avant de ce somite, se

trouve un territoire formé par la fusion de plusieurs métamères, dont, bien entendu, aucune trace n'a été relevée chez les Arthropodes actuels.

Si nous considérons uniquement la question des prosthomères sous l'angle de l'évolution chronologique, nous devons remarquer que plus nous remontons dans le temps, plus leur nombre diminue. Les Onychophores, Proarthropodes connus déjà du Cambrien, présentent encore à l'état adulte une papille préantennaire, que l'on peut fort vraisemblablement homologuer à des préantennules. Leur morphologie interne et leur embryologie (voir L.-M. MANTON, 1949, et O. PFLUGFELDER, 1948) ne s'opposent pas à cette homologation.

Les Myriapodes (apparus au Silurien supérieur) présentent des rudiments transitoires de préantennules chez leurs embryons (R. HEYMONS, 1901) et, suivant cet auteur, leur segmentation céphalique est loin d'être simple.

Les Arachnides datent de la même époque environ. Nous croyons avoir montré que leur segmentation céphalique n'est pas du tout simplifiée et qu'il faut envisager l'existence d'appendices préantennulaires fugaces chez l'embryon des Aranéides.

Les Hexapodes sont plus récents. En gros, les Aptérygotes (Collembolés) sont dévoniens, les Ptérygotes datent du Carbonifère. Chez ces Arthropodes, le segment préantennulaire n'a pas été nettement mis en évidence. De toute manière, s'il est isolable, il est en forte régression par rapport à la formation correspondante des groupes précités.

Si nous citons ces exemples, c'est uniquement pour montrer combien l'évolution morphologique tend, par une diminution du nombre des somites antérieurs, à simplifier la région antérieure des Arthropodes. Ces somites disparus sont remplacés fonctionnellement par des somites morphologiquement postérieurs qui glissent vers l'avant. Un des points de repère nous est fourni actuellement par le segment préantennulaire :

Chez les Trilobitomorphes, Arthropodes très archaïques, ce segment porte des appendices et est précédé d'au moins deux segments.

Chez les Péripates, Proarthropodes archaïques, on peut homologuer les mamelons préantennaires (= papilles orales) à des préantennules.

Chez les Myriapodes et chez les Arachnides, le segment préantennulaire ne porte que des appendices fugaces, transitoires, visibles seulement chez l'embryon. Seul le neuromère préantennulaire est encore individualisé chez l'adulte.

Chez les Insectes, que l'on peut considérer comme les Arthropodes les plus récents, la question du segment préantennulaire n'est pas encore élucidée. En aucun moment, une telle formation n'est visible, cependant certains entomologistes considèrent la première commissure protocérébrale comme le seul vestige d'un territoire préantennulaire (H. WEBER, 1951).

En conclusion, l'étude des Trilobitomorphes nous montre, d'une manière particulièrement nette, combien la région antérieure des Arthropodes est complexe. Elle nous montre de plus qu'une simplification trop grande des faits risque de conduire à des interprétations simplistes. Une tentative d'interprétation doit essayer de tenir compte de la multiplicité des données.

B. — Comparaison avec les Mérostomacés.

Les travaux de H. MILNE-EDWARDS (1875), de W. PATTEN et W. REDEBAUGT (1899), de N. HOLMGREN (1916) et de B. HANSTRÖM (1926 et 1928) nous ont fait connaître l'architecture du système nerveux des Limules ; celui-ci est très condensé.

On est d'accord (G. JOHANSSON, 1933) pour reconnaître les traces d'un deutocérébron (sous forme des glomérules antennulaires). Ce point sépare nettement les Mérostomacés des Chélicérates [dont le cerveau ne présente plus trace de deutocérébron] (1). Il semble donc que les Mérostomacés forment un terme de passage entre des formes pourvues d'un deutocérébron et les Chélicérates actuels ; cependant cette hypothèse paraît difficile à confirmer.

L'anatomie des Limules soulève un problème extrêmement intéressant ; elles possèdent, en effet, un système nerveux ganglionnaire cardiaque formé par un cordon nerveux longeant médio-dorsalement le cœur (cette disposition a d'ailleurs été largement exploitée par les physiologistes). R. HEYMONS (1901) a trouvé chez la Scolopendre un nerf cardiaque dorsal impair ; G. POLICE (1903, *a*) et N. PAVLOVSKY (1924) ont signalé des centres nerveux dans la paroi dorsale du cœur chez le Scorpion. On est en droit de se demander si ces trois formations ne sont pas homologues entre elles et ne correspondent pas à une formation sympathique cardiaque autonome, liée à la présence du cœur. On pourrait comparer cette formation au système du nerf récurrent et du ganglion frontal lié à la présence du stomodéum. Il se peut que cette formation soit très largement répandue chez les Arthropodes. Cependant, chez les Araignées, nous n'avons rien trouvé de semblable.

C. — Comparaison avec les Pycnogonides.

De nombreux travaux ont traité du système nerveux des Pycnogonides (J. MEISENHEIMER, 1902 ; N. HOLMGREN, 1916 ; B. HANSTRÖM, 1919, 1928).

E. WIREN (1918) donne un travail anatomique fondamental sur le système nerveux des Pycnogonides. Peu de travaux ont soulevé autant de critiques que celui-ci. B. HANSTRÖM (1919), puis J. C. C. LOMAN (1924) l'ont tour à tour vigoureusement attaqué. Actuellement, la question reste ouverte, et les données de E. WIREN demandent à être confirmées. Les voici :

— La partie dorsale de la trompe des Pycnogonides est homologue à une paire d'appendices (= rostre des Araignées). Les neuromères de ces appendices sont les ganglions rostraux, nettement séparés des autres

(1) Voir cependant K. GOTTLIEB (1926).

ganglions. Deux ganglions postérieurs innervent la partie inférieure de la trompe (= ganglions des pédipalpes). La soudure de ces deux paires d'appendices donne la trompe définitive. En fait, la larve *Protonymphon* aurait deux segments de plus que l'on ne le supposait, et toute comparaison avec une larve *Nauplius* deviendrait illusoire.

En fait, en augmentant de deux unités le nombre des neuromères généralement admis chez les Pycnogonides et en interprétant la trompe comme un organe composite formé par la soudure de deux paires d'appendices (rostre + pédipalpes), E. WIREN ne fait qu'utiliser une ancienne opinion due à J. LATREILLE (1831). En effet, nous lisons dans le cours d'Entomologie de ce dernier (p. 544) la phrase suivante : « *Le siphon paraît être formé par les mâchoires et la lèvre soudées ensemble* », opinion qui a été totalement méconnue depuis la mort de son auteur.

Pour notre part, nous admettons les idées de E. WIREN : nous sommes persuadé de l'existence d'un neuromère rostral chez les Araignées et nous ne voyons pas pourquoi celui-ci n'existerait point chez les Pycnogonides (1).

D. — Comparaison avec les Uropyges.

Un important mémoire de A. KÆSTNER (1951) sur le développement du système nerveux de *Thelyphonus caudatus* L. complète les travaux de S. PEREYASLAWZEW (1901) (sur les Amblypyges), de W. SCHIMKEWITSCH (1906) et de B. HANSTRÖM (1919, 1928, 1937). Les points essentiels du travail de A. KÆSTNER sont les suivants :

En aucun moment de la vie embryonnaire un territoire deutocérébral n'est visible.

Les yeux principaux, à l'inverse de ceux des Aranéides, proviennent de la masse cérébrale et ne se forment pas indépendamment du cerveau.

Les ébauches préchélériciennes décrites chez les Amblypyges par S. PEREYASLAWZEW (1901) ne se retrouvent à aucun moment chez l'embryon de *Th. caudatus*.

Le corps central est rejeté vers l'arrière du cerveau (règle générale chez les Arachnides).

La masse nerveuse se compose d'un ganglion sus-œsophagien (protocérébron + ganglion chéléricien) et d'une masse nerveuse sous-œsophagienne (neuromères 2 à 13 et neuromères abdominaux 14 à 18).

En aucun moment la masse nerveuse du cerveau ne laisse apparaître une sériation permettant d'admettre plusieurs territoires nerveux dans l'architecture cérébrale.

Une étude plus poussée, avec un matériel histologique plus sûr (A. KÆSTNER a étudié un matériel fixé depuis longtemps et régénéré), permettrait de clarifier deux points qui sont en désaccord avec nos données, à savoir : l'absence de plusieurs territoires préchélériciens et l'absence de territoires nerveux reconnaissables dans la masse cérébrale.

(1) D'après S. SANCHEZ (1954), les cellules neurosécrétrices des Pycnogonides adopteraient une répartition métamérique. Peut-être pourra-t-on à l'aide de ce critère déceler chez ces animaux la présence du ganglion rostral d'E. WIREN.

E. — Comparaison avec les Onychophores.

Bien qu'à proprement parler les Onychophores n'entrent pas dans l'embranchement des Arthropodes, il semble intéressant de passer en revue quelques-unes des données anatomiques concernant ce groupe.

Trois travaux récents s'occupent de l'anatomie et de l'embryologie des Péripates. Ce sont ceux de O. PFLUGFELDER (1948), L.-M. HENRY (1948) et surtout l'important travail de S. MANTON (1949).

L.-M. HENRY (1948) étudie par dissection l'anatomie nerveuse de *Peripatoides novæ-zealandiæ* (Hutton). Ses observations lui permettent d'appliquer les théories morphologiques de G. FERRIS et de conclure, en ce sens, sur la segmentation des Onychophores.

O. PFLUGFELDER (1948) étudie avec soins le développement embryonnaire de *Paraperipatus amboinensis* Pflugfelder. Cet auteur (qui a apporté toute son attention à l'étude des stades plus âgés que ceux étudiés par L.-M. MANTON) utilise comme point de repère la présence des organes ventraux métamériques. Un des points essentiels de son travail réside dans l'observation d'un organe ventral préantennulaire transitoire lui permettant de conclure à l'existence d'un segment préantennulaire chez les Péripates. L'étude des sacs coelomiques de la région antennaire ne permet pas de conclure à l'absence ou à la présence d'un somite supplémentaire, ceux-ci ayant tendance à se fusionner et à s'estomper. Le second organe ventral céphalique donne l'organe hypocérébral dont le rôle pourrait être analogue à celui des *corpora allata* des Insectes.

Pour L.-M. MANTON (1949), la segmentation du coelome embryonnaire est prépondérante et va déterminer la segmentation définitive de l'animal. Cependant, l'étude des composants coelomiques de *Peripatopsis* sp. ne lui permet pas d'affirmer la présence d'un segment préantennulaire chez les Onychophores. Des traces de mésoderme se rencontrent pourtant en position préantennaire chez l'embryon de *Eoperipatus weldoni* (Evans). La quantité d'embryons (plus d'une centaine) étudiés sous cet angle donne une très grande portée aux assertions de L.-M. MANTON.

Comme l'auteur anglais n'a étudié que le mésoderme et sa segmentation (et, il faut le reconnaître, d'une manière magistrale), le travail de O. PFLUGFELDER en forme un complément indispensable, puisque l'essentiel du travail de ce dernier réside dans l'étude de la genèse du système nerveux.

La segmentation proposée par L.-M. MANTON, d'une part, et par O. PFLUGFELDER, d'autre part, n'est pas la même. Pour L.-M. MANTON, il n'y a pas de segment préantennulaire (critère : absence de mésoderme) ; pour O. PFLUGFELDER, le segment préantennulaire existe (critère : présence d'organes ventraux transitoires). Ces deux points de vue ne sont pas contradictoires. N'est-il pas permis de supposer que la segmentation mésodermique n'est pas obligatoirement superposable à la segmentation nerveuse ? Ces deux groupes de tissus, influant bien entendu l'un sur

l'autre, ont, surtout chez l'embryon, des vitesses de développement différentes : l'un peut perdre une trace de segmentation que l'autre a conservée.

A notre point de vue, nous croyons à un archaïsme plus prononcé du système nerveux, beaucoup moins transformable que le mésoderme. (Ne voit-on pas du mésenchyme venir coloniser des régions acronales acœlomiques chez la plupart des Arthropodes ?) Nous admettons donc, avec O. PFLUGFELDER, la présence d'un somite préantennulaire à la composition de la tête des Onychophores auquel il convient de rattacher les papilles orales. Notre point de vue est étayé, d'autre part, par les arguments d'ordre paléontologique que nous avons exposés à propos des Trilobites.

F. — Comparaison avec les Myriapodes.

Il y a de nombreux points communs entre la structure du cerveau des Myriapodes et celle des Araignées.

Nous renvoyons à l'excellent mémoire de R. HEYMONS (1901) sur la Scolopendre, où l'architecture du cerveau de cette espèce est étudiée à fond (1). Plus récemment, chez les Pauropodes et les Symphytes, O. W. TIEGS (1940, 1945, 1947) arrive aux conclusions suivantes :

L'archicérébron ne se rencontre point sous la forme décrite par R. HEYMONS chez *Scolopendra*.

L'acron n'est point délimité.

Les masses ganglionnaires optiques formant la masse du protocérébron sont cependant à rapporter à l'archicérébron.

Présence chez les deux espèces d'un segment préantennulaire caractérisé par la présence d'une paire de ganglions et d'une paire de sacs œlomiques.

De ce fait, la région procéphalique comprend un acron et trois segments qui sont d'avant en arrière : le préantennulaire, l'antennulaire, l'intercalaire (= prémandibulaire).

Ces trois derniers segments viennent entourer l'orifice buccal : le préantennulaire s'accôle à l'archicérébron pour donner le protocérébron, le second donne le deutocérébron et le troisième le tritocérébron.

L'absence de deutocérébron et de la portion antennaire du tritocérébron chez les Aranéides distingue nettement ceux-ci des Diplopodes et Chilopodes ; cependant, la présence d'un segment préantennulaire (particulièrement visible chez l'embryon) est un point commun, démontrant une certaine analogie de structure de la partie antérieure du cerveau chez ces deux groupes.

(1) Voir aussi K. FAHLANDER (1938).

G. — Comparaison avec les Insectes.

De nombreuses publications traitent de la segmentation de la région antérieure des Insectes (1). Il serait vain de vouloir toutes les analyser ici. Aussi emprunterons-nous à H. WEBER (1954) le tableau suivant qui résume les données actuelles sur la segmentation de la région cérébrale des Insectes.

SEGMENTS.	GANGLIONS.	APPENDICES.
Acron. (Prostomium.)	Archicérébron.	
1. Proctocéphalon. Métamère préantennu- lulaire.	Protocérébron.	
2. Deutocéphalon. Segment antennulaire.	Deutocérébron.	Antennes.
3. Tritocéphalon. Segment intercalaire.	Tritocérébron.	(Antennes 2.)
4. Segment mandibulaire.	Ganglion mandibulaire.	Mandibules.
5. Segment maxillaire.	Ganglion maxillaire.	Maxille 1.
6. Segment labial.	Ganglion labial.	Labium. (Maxille 2.)

On sait que les secondes antennes ont disparu chez les Insectes et que le segment correspondant (segment intercalaire) est réduit à sa plus simple expression. Sans entrer dans les détails, nous ne devons point omettre de citer le neuromère superlingual, appartenant au segment superlingual, dont l'existence a été invoquée et démontrée par J.-R. DENIS (1928), et plus récemment par J. CHAUDONNET (1950).

Les Araignées ont un point commun avec les Insectes : la disparition des antennes 2 ; ce territoire ayant disparu chez les deux formes, on comprend mieux pourquoi le système sympathique rétro-cérébral présente une aussi grande similitude dans les deux groupes. On sait, en effet, combien étroits sont les liens unissant le système sympathique rétro-cérébral au tritocérébron.

Comme nous l'avons signalé à propos des Myriapodes, l'absence de deutocérébron bien développé chez les Araignées indique clairement une importante différence d'ordre phylogénétique entre les deux groupes. En ce point, les Diplopodes et Chilopodes, encore pourvus d'un deutocérébron, sont plus proches des Insectes que des Araignées.

La présence, fort vraisemblable (bien que non démontrée), d'un segment préantennulaire chez les Insectes renforce notre conception de l'archaïsme des territoires nerveux antérieurs des Arthropodes, héritage vraisemblablement commun et très lointain d'une forme archaïque commune.

(1) Parmi les ouvrages fondamentaux traitant de cette question, nous citerons ceux de J.-R. DENIS (1928), B. HANSTRÖM (1928), R. SNODGRASS (1935), J. CHAUDONNET (1950), H. WEBER (1952, 1954).

Conclusions.

Les Araignées s'intègrent naturellement parmi les Articulés. Leur morphologie nerveuse montre que ce sont des animaux archaïques. C'est ainsi qu'à l'avant du segment préantennulaire, dont le neuromère forme en totalité le ganglion cérébroïde, on peut reconnaître un territoire optique ayant perdu à l'heure actuelle tout caractère métamérique. En comparant ces données avec ce que nous connaissons des Arthropodes anciens comme les Trilobites, il est fort vraisemblable que la région des ganglions optiques corresponde à un (ou plusieurs ?) segment immédiatement post-acronien. L'archicérébron est représenté par le corps central impair, cependant certains territoires acroniens se retrouvent dans l'anatomie de l'animal. C'est ainsi que la glande du rostre correspond à un territoire acronien à l'origine qui a été repris et intégré par le rostre au cours de l'organogénèse de celui-ci.

L'absence de deutocérébron est caractéristique des Arachnides. Nous n'en avons jamais rencontré un rudiment à un moment quelconque de la vie de l'Araignée.

L'absence du segment des antennes 2 est, elle aussi, caractéristique. Les Arachnides partagent d'ailleurs cette particularité avec les Hexapodes.

Chez les Araignées, l'absence de deutocérébron et de neuromère des antennes 2 a certainement favorisé le déplacement vers l'avant du neuromère chélicérien qui vient se souder intimement au territoire préantennulaire. Cependant, nous n'accordons point au ganglion chélicérien la valeur d'un tritocérébron. A notre sens, seul le neuromère rostral a droit à cette appellation.

L'absence du segment antennaire et de ses centres entraîne une certaine « parenté » entre le système endocrine rétro-cérébral des Insectes et des Araignées. Il ne faut donc point s'étonner d'une étroite analogie entre ces deux formations.

L'absorption du ganglion frontal par le tritocérébron pour former le pont stomodéal chez les Araignées n'est pas sans analogie avec les faits similaires décrits chez les Myriapodes.

Quant aux Crustacés, ce sont certainement les Arthropodes ayant le moins d'affinités avec les Arachnides.

(Institut de Biologie Animale de l'Université de la Sarre.)

BIBLIOGRAPHIE

Toute la littérature aranéologique antérieure à 1939 se trouve dans l'important ouvrage de P. BONNET, *Bibliographia Araneorum*, t. 1. Nous reprenons ici ce qui a directement trait à notre mémoire (1).

1902. ANGLAS (J.). — Les phénomènes des métamorphoses internes (*Coll. Sc., Biologie*, **17**).
1873. BALBIANI (E.-G.). — Mémoire sur le développement des Aranéides (*Ann. Sc. Nat., Zool.*, **18**, p. 1-91).
1880. BALFOUR (F.). — Development of the Araneina (*Quart. Journ. Micr. Sc.*, **20**, p. 167-189).
1930. BARTELS (M.). — Ueber den Fressmechanismus und den chemischen Sinn einiger Netzspinnen (*Rev. Suisse Zool.*, **37**, p. 1-39).
1903. BAUER (V.). — Zur inneren Metamorphose des Centralnervensystems der Insekten (*Zool. Anz.*, **26**, p. 655-656).
1870. BERTKAU (Ph.). — Ueber den Bau und die Funktion der Oberkiefer bei den Spinnen (*Arch. Naturg.*, **1**, p. 92-126).
1880. BERTKAU (Ph.). — Verzeichnis der bisher bei Bonn beobachteten Spinnen (*Verh. naturh. Ver. Preuss. Rhein.*, **37**, p. 215-343, et *Id.*, *Cor. bl.*, p. 158-161).
1885. BERTKAU (Ph.). — Ueber den Verdauungsapparat der Spinnen (*Arch. mikr. Anat.*, **24**, p. 421-435).
1894. BINET (A.). — Contribution à l'étude du système nerveux sous-intestinal des Insectes (*Journ. Anat. Physiol.*, **30**, p. 449-580).
- 1851-1860. BLANCHARD (E.). — *L'organisation du règne animal. Arachnides*, 60 pages, Paris (*incomplet*).
1952. BOISSON (Ch.). — Les glandes endocrines ventrales ou *corpora incerta* de *Bacillus Rossii* (*Ann. Sc. Nat., Zool.*, **14**, p. 453-472).
1926. BONNET (P.). — Sur le nombre de mues que subissent les Araignées (*Bull. Soc. Ent. Fr.*, **6**, p. 67-69).
1930. BONNET (P.). — La Mue, l'Autonomie et la Régénération chez les Araignées, avec une étude des Dolomèdes d'Europe (*Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, LIX, p. 237-700).
1940. BONNET (P.). — Contribution à l'étude des mues post-nuptiales chez les Araignées (*Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, LXXV, p. 260-271).
1945. BONNET (P.). — *Bibliographia Araneorum*, t. 1, 832 pages, Toulouse.
1895. BRAUER (A.). — Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte des Skorpions (*Zeits. wiss. Zool.*, **59**, p. 402-432).
1939. BROWN (B. R.). — The musculature of *Agelena nævia* (*Journ. Morph.*, **64**, p. 115-166).
1941. BROWNING (H. C.). — The relation of instar length to the external environment in *Tegenaria atrica* (*Arachnida*) (*Proc. Zool. Soc. Lond.*, A, **111**, p. 303-317).
1942. BROWNING (H. C.). — The integument and moult cycle of *Tegenaria atrica* (*Aranæ*) (*Proc. Roy. Soc. Lond.*, **131**, p. 65-86).
1904. BRUNTZ (L.). — Contribution à l'étude de l'excrétion chez les Arthropodes (*Arch. Biol.*, **20**, p. 217-422).

(1) Bibliographie arrêtée au 1^{er} novembre 1957. Seules quelques références ont été ajoutées lors de la correction des épreuves. Elles ont directement trait à notre mémoire.

1954. BUTENANDT (A.). — Ueber Wirkstoffe des Insektenreiches. 1. Zur hormonalen Regulation der Metamorphose (*Naturw. Rdsch.*, **7**, p. 355-358).
1913. BUXTON (B. H.). — Coxal glands of the Arachnids (*Zool. Jahrb.*, suppl. 14, p. 251-282).
1953. CAMPENHOUT (J. Van). — A direct silver staining method (*Stain techn.*, **28**, p. 195-200).
1896. CAUSARD (M.). — Recherches sur l'appareil circulatoire des Aranéides (*Thèse Fac. Sc. Paris*, 110 pages).
1948. CAZAL (P.). — Les glandes endocrines rétro-cérébrales des Insectes (*Bull. Biol. Fr.-Belg.*, suppl. 32, 227 pages).
1950. CHAUDONNERET (J.). — La morphologie céphalique de *Thermobia domestica* (Packard), Insecte Aptérygote, Thysanoure (*Ann. Sc. Nat., Zool.*, **12**, p. 145-302).
1956. CHAUDONNERET (J.). — Le système nerveux de la région gnathale de l'Écrevisse *Cambarus affinis* (Say) (*Ann. Sc. Nat., Zool.*, **18**, p. 33-61).
1956. CLARK (R. B.). — On the origin of neurosecretory cells (*Ann. Sc. Nat., Zool.*, **18**, p. 200-207).
1942. COLLIN (R.). — *L'organisation nerveuse*, 530 pages, Paris.
1956. *Colloque international sur la morphologie des Arthropodes*, Saint-Jean-de-Losnes, août 1956 (*non publié*).
1956. *Colloque international sur l'endocrinologie des Invertébrés*, Paris, 1955 (*Ann. Sc. Nat., Zool.*, **18**, p. 123-337).
1948. COMSTOCK (J. H.) et GERTSCH (W. J.). — *The Spider Book*, New York, 729 pages.
1955. CROME (W.). — Die Beziehung zwischen der Pigmentverteilung, der Segmentierung und der Muskulatur des Opisthosoma der Araneiden (*Zool. Jahrb., Anat.*, **74**, et *Zool. Jahrb., Syst.*, **83**).
1880. CRONEBERG (A. I.). — Ueber die Mundtheile der Arachniden (*Arch. Naturg.*, **46**, p. 285-300).
1885. DAHL (F.). — Das Gehör- und Geruchsorgan der Spinnen (*Arch. mikr. Anat.*, **24**, p. 1-10).
1913. DAHL (F.). — *Vergleichende Physiologie und Morphologie der Spinnentiere*, 113 pages, Jena.
1921. DAIBER (M.). — « *Arachnoidæ* » (in LANG, *Handbuch der Morphologie der wirbellosen Tiere*, **4**, Jena).
1928. DAWYDOFF (C.). — *Traité d'embryologie comparée des Invertébrés*, 930 pages, Paris.
1949. DAWYDOFF (C.). — Développement embryonnaire des Arachnides (in P.-P. GRASSÉ, *Traité de Zoologie*, **6**, Paris).
1956. DAWYDOFF (C.). — Quelques observations sur l'embryogénèse des Myriopodes Scolopendromorphes et Géophilomorphes indochinois (*C. R. Acad. Sc.*, **242**, p. 2265-2267).
1949. DEBAISIEUX (P.). — Les poils sensoriels d'Arthropodes et l'histologie nerveuse (*La Cellule*, **52**, p. 311-350).
1952. DEBAISIEUX (P.). — Histologie et histogénèse chez *Chirocephalus diaphanus* (*La Cellule*, **54**, p. 253-294).
1953. DEBAISIEUX (P.). — Histologie et histogénèse chez *Argulus foliaceus* L. (*La Cellule*, **55**, p. 243-290).
1941. DEEVEY (G. B.). — The blood cells of the Haitian Tarentula and their relation to the moulting cycle (*Journ. Morph.*, **68**, p. 457-487).
1928. DENIS (J.-R.). — Études sur l'anatomie de la tête de quelques Collembolés, suivies de considérations sur la morphologie de la tête des Insectes (*Arch. Zool. Expér.*, **68**, p. 1-291).
1949. DENIS (J.-R.). — « *Insectes Aptérygotes* » (in P.-P. GRASSÉ, *Traité de Zoologie*, **9**, Paris).
1876. DIETL (M. J.). — Die Organisation des Arthropodengehirn (*Zeits. wiss. Zool.*, **27**).

1913. DOGIEL (V.). — Embryologische Studien an Pantopoden (*Zeits. wiss. Zool.*, **107**, p. 575-741).
1920. DUBOSCQ (O.). — Notes sur *Opistopatus cinctipes* Purc. 1. Sur les poils des papilles primaires et leur développement. 2. Les organes ventraux du cerveau (*Arch. Zool. Expér.*, **59**, N. et R. 2, p. 21-27).
1952. ELFTMAN (H.). — A direct silver method for the Golgi apparatus (*Stain techn.*, **27**, p. 47).
1951. ENAMI (Masashi). — The source and activity of two chromatophorotropic Hormones in crabs of the genus *Sesarma*. 1. Experimental Analysis (*Biol. Bull.*, **100**, p. 28-43).
1931. FAGE (L.). — *Aranæ*, 5^e série, précédée d'un essai sur l'évolution souterraine et son déterminisme (*Biospeologica*, LV, *Arch. Zool. Expér. et Gén.*, **71**, p. 91-291).
1949. FAGE (L.). — « *Mérostomacés* » et « *Pycnogonides* » (in P.-P. GRASSÉ, *Traité de Zoologie*, **6**, Paris).
1938. FAHLANDER (K.). — Beiträge zur Anatomie und systematischen Einteilung der Chilopoden (*Zool. Bidr. Uppsala*, **17**, p. 1-148).
1942. FERRIS (G. F.). — Some observations on the head of Insects (*Microent.*, **7**, p. 25-62).
1953. FERRIS (G. F.). — On the comparative morphology of Annulata (*Microent.*, **18**, p. 2-15).
1954. FIRSTMAN (B.). — The central nervous system, musculature and segmentation of the cephalothorax of a Tarentula (*Eurypelma californicus* Ausserer) (Arachnid) (*Microent.*, **19**, p. 14-22).
- 1929-1930. FISCHER (W.). — Wachstum und Häutungen der Spinnen (*Zeits. wiss. Zool.*, **133**, p. 442-469; *Id.*, **136**, p. 78-107).
1900. FOLSOM (J. W.). — The development of the mouth part of *Anurida maritima* Guer. (*Bull. Mus. Comp. Zool.*, **36**, p. 87-157).
1933. FOOT (N. C.). — The Masson trichrom stain methods in routine laboratory use (*Stain techn.*, **8**, p. 201-211).
1912. FULINSKI (B.). — Ein Beitrag zur Keimblätterbildung bei den Araneinen (*Bull. Intern. Acad. Sc. Cracovie*, p. 769-790).
1953. GABE (M.). — Sur quelques applications de la coloration par la fuchsine paral-déhyde (*Bull. Micr. Appl.*, **3**, p. 153-162).
- 1954, a. GABE (M.). — La neurosécrétion chez les Invertébrés (*Année Biol.*, **30**, p. 5-62).
- 1954, b. GABE (M.). — Emplacement et connexion des cellules neurosécrétrices chez quelques Aranéides (*C. R. Acad. Sc.*, **238**, p. 1265-1267).
- 1954, c. GABE (M.). — Situation et connexions des cellules neurosécrétrices chez *Phalangium opilio* L. (*C. R. Acad. Sc.*, **238**, p. 2450-2452).
1955. GABE (M.). — Données histologiques sur la neurosécrétion chez les Arachnides (*Arch. Anat. Micr.*, **44**, p. 351-383).
1892. GAUBERT (P.). — Recherches sur les organes des sens et sur le système tégumentaire, glandulaire et musculaire des appendices des Arachnides (*Ann. Sc. Nat., Zool.*, **13**, p. 31-184).
1938. GERHARDT (U.) et KESTNER (A.). — « *Aranæ* » (in KÜENTHAL-KRUMBACH, *Handbuch der Zoologie*, **3**, Berlin).
1950. GLEES (H.). — Bericht über den Anatomenkongress zu Oxford (1950) (*Mikrokosmos*, **40**, p. 44).
1898. GOODRICH (E. S.). — On the relation of the Arthropod head to the Annelid prostomium (*Quart. Journ. Micr. Sc.*, **40**, p. 247-268).
1936. GOSSEL (P.). — Beiträge zur Kenntnis der Hautsinnesorgane und Hautdrüsen der *Chelicerata* und der Augen der Ixodiden (*Zeits. Morph. Ökol. Tiere*, **30**, p. 177-205).
1926. GOTTLIEB (K.). — Ueber das Gehirn des Skorpions (*Zeits. wiss. Zool.*, **127**, p. 185-243).
1880. GRABER (V.). — Ueber das unicorneale Tracheaten — und speziell das Arachniden- und Myriopodenauge (*Arch. mikr. Anat.*, **17**, p. 58-93).

1943. GUEUTAL (J.). — Du développement post-embryonnaire du *Phalangium opilio* L. (*Bull. Soc. Zool. Fr.*, **63**, p. 98-102).
1912. HALLER (B.). — Ueber das Zentralnervensystem des Skorpions und der Spinnen. Ein zweiter Beitrag zur Stammesgeschichte der Arachnoiden (*Arch. mikr. Anat.*, **79**, p. 504-524).
1910. HAMBURGER (C.). — Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der *Argyroneta aquatica* Cl. (*Zeits. wiss. Zool.*, **96**, p. 131).
1919. HANSTRÖM (B.). — Zur Kenntnis des centralen Nervensystems der Arachnoiden und Pantopoden, nebst Schlussfolgerung betreff der Phylogenie der genannten Gruppen (*Inaug. Dissert.*, 191 pages, Lund).
1921. HANSTRÖM (B.). — Ueber die Histologie und vergleichende Anatomie der Sehganglien und Globuli der Araneen (*Kungl. Svenska Vet. Akad. Handl.*, **61**, p. 1-39).
1926. HANSTRÖM (B.). — Das Nervensystem und die Sinnsorgane von *Limulus polyphemus* (*Lunds Univ. Arsskr.*, **26**).
1928. HANSTRÖM (B.). — *Vergleichende Anatomie des Nervensystems der wirbellosen Tiere*, 628 pages, Berlin.
- 1935, a. HANSTRÖM (B.). — Fortgesetzte Untersuchungen über das Araneengehirn (*Zool. Jahrb., Anat.*, **59**, p. 455-478).
- 1935, b. HANSTRÖM (B.). — Bemerkungen über das Gehirn und die Sinneorgane der Onychophoren (*Kungl. Fysiogr. Sällsk. Handl. N. F.*, **46**, p. 1-37).
1937. HANSTRÖM (B.). — Das Gehirn von *Mastigoproctus giganteus* Lucas (*Acta Soc. fauna flora Fenn.*, **60**, p. 339-346).
1940. HANSTRÖM (B.). — Inkretorische Organe, Sinneorgane und Nervensystem des Kopfes einiger niederen Insektenordnungen (*Kungl. Svenska Vet. Akad. Handl.*, **18**, p. 1-265).
1948. HANSTRÖM (B.). — Three principal incretory organs in the animal kingdom: the sinus gland in Crustaceans, the corpus cardiacum-allatum in Insects, the hypophysis in Vertebrates (*Conf. scientifique internationale sur l'endocrinologie des Arthropodes*, Paris, 1947, *Bull. Biol. Fr.-Belg.*, suppl. 33).
1954. HANSTRÖM (B.). — On the transformation of ordinary nerve cells into neurosecretory cells (*Kungl. Fysiogr. Sällsk. Lund Forhandl.*, **24**, p. 1-8).
1945. HEEGARD (P.). — Remarks on the phylogeny of Arthropods (*Ark. zool.*, **37** A, p. 1-15).
1936. HEIL (K. H.). — Beiträge zur Physiologie und Psychologie der Springspinnen (*Zeitschr. vergl. Physiol.*, **23**, p. 1-25).
1904. HENNEGUY (F.). — *Les Insectes*, 804 pages, Paris.
1948. HENRY (L. M.). — The nervous system and the segmentation of the head in the *Annulata*. V. *Onychophora* (*Microent.*, **13**, p. 27-48).
1949. HENRY (L. M.). — The nervous system and segmentation of the head in a Scorpion (*Arachnida*) (*Microent.*, **14**, p. 120-125).
1950. HENRY (L. M.). — The cephalic nervous system of *Limulus polyphemus* L. (*Arthropoda, Xiphosura*) (*Microent.*, **15**, p. 129-139).
1953. HENRY (L. M.). — The nervous system of the *Pycnogonida* (*Microent.*, **15**, p. 16-36).
1957. HERLIANT-MEEWIS (H.) et NAISSÉ (J.). — Phénomènes neurosécrétoires et glandes endocrines chez les Opilions (*C. R. Acad. Sc.*, **245**, p. 858-860).
1897. HEYMONS (R.). — Ueber die Organisation und Entwicklung von *Bacillus Rossii* (*Sitzber. Akad. Wiss. Berlin*, p. 363-371).
1899. HEYMONS (R.). — Ueber bläschenförmige Organe bei den Gespenstheuschrecken (*Sitzber. Akad. Wiss. Berlin*, **30**, p. 563-575).
1901. HEYMONS (R.). — Die Entwicklungsgeschichte des Skolopenders (*Zoologica*, **33**, p. 1-244).
1904. HEYMONS (R.). — Entwicklung und Morphologie der Solifugen (*Congr. intern. Zool., Bern*).
1904. HEYMONS (R.). — Die flügelartigen Organe (Lateralorgane) der Solifugen und ihre Bedeutung (*Sitzber. Akad. Wiss. Berlin*, **8**, p. 282-295).

1921. HOLLANDE (A.-Ch.). — La cellule péricardiale des Insectes (Cytologie, Histo-chimie, Rôle physiologique) (*Arch. Anat. Micr.*, **18**, p. 85-247).
1940. HOLM (A.). — Studien über die Entwicklung und Entwicklungsbiologie der Spinnen (*Zool. Bidr. Uppsala*, **19**, p. 1-214).
1952. HOLM (A.). — Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklung und Entwicklungsphysiologie des Spinnenembryos (*Zool. Bidr. Uppsala*, **29**, p. 293-422).
1896. HOLMGREN (E.). — Zur Kenntnis des Hautnervensystems der Arthropoden (*Anat. Anz.*, **12**, p. 449-457).
1916. HOLMGREN (N.). — Zur vergleichenden Anatomie des Gehirns von Polychaeten, Onychophoren, Xiphosuren, Arachniden, Crustaceen, Myriopoden und Insekten (*Kungl. Svenska Vet. Akad. Handl.*, **56**, p. 1-303).
1920. HOLMGREN (N.). — Zur Ontogenie der Stomodaealbrücke bei den Spinnentieren (*Ark. Zool.*, **13**, p. 1-9).
1949. HOMANN (H.). — Ueber das Wachstum und die mechanischen Vorgänge bei der Häutung von *Tegenaria agrestis* (Araneæ) (*Zeits. vergl. Physiol.*, **31**, p. 413-440).
1951. HOMANN (H.). — Die Nebenaugen der Araneen (*Zool. Jahrb., Anat.*, **71**, p. 56-142).
1953. HUPÉ (P.). — « Classe des Trilobites » (in J. PIVETEAU, *Traité de Paléontologie*, **3**, Paris).
1928. IWANOFF (P. P.). — Die Entwicklung der Larvalsegmente bei den Anneliden (*Zeits. Morph. Ekol. Tiere*, **10**).
1933. IWANOFF (P. P.). — Die embryonale Entwicklung von *Limulus moluccanus* (*Zool. Jahrb., Anat.*, **56**, p. 163-348).
1910. JANECK (R.). — Das Gehirn und Bauchmark der Spinnen (*Verh. Ges. deuts. Naturf. Ärzte*, **82**, p. 165-168).
1891. JAWOROWSKI (A.). — Ueber die Extremitäten bei den Embryonen der Arachniden und Insekten (*Zool. Anz.*, **14**, p. 164-169).
1892. JAWOROWSKI (A.). — Ueber die Extremitäten, deren Drüsen und Kopfsegmentierung bei *Trochosa singoriensis* (*Zool. Anz.*, **15**, p. 197-203).
1933. JOHANNSSON (G.). — Beiträge zur Kenntnis der Morphologie und Entwicklung des Gehirns von *Limulus polyphemus* (*Act. Zool. Stockholm*, **14**, p. 1-100).
1955. JUBERTHIE (C.). — Sur la croissance post-embryonnaire des Aranéides. Croissance linéaire du corps et dysharmonie de croissance des appendices (*Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, **90**, p. 83-102).
1925. KESTNER (A.). — Vergleichende morphologische Untersuchungen der Gnathocoxen der Araneen (*Zeits. Morph. Ekol. Tiere*, **4**, p. 711-738).
1932. KESTNER (A.). — « Pedipalpi » (in KÜKENTHAL-KRUMBACH, *Handbuch der Zoologie*, **3**, Berlin).
- 1935, a. KESTNER (A.). — Die Funktion der sogenannten sympathischen Ganglien und die Exkretion bei den Phalangiden (*Zool. Anz.*, **109**, p. 273-287).
- 1935, b. KESTNER (A.). — « Opiliones » (in KÜKENTHAL-KRUMBACH, *Handbuch der Zoologie*, **3**, Berlin).
1949. KESTNER (A.). — Die Mundwerkzeuge der Spinnen, ihr Bau, ihre Funktion und ihre Bedeutung für das System. 1. Teil : *Orthognatha* (*Zool. Jahrb., Anat.*, **72**, p. 101-144).
- 1948-1951. KESTNER (A.). — Zur Entwicklungsgeschichte von *Thelyphonus caudatus* L. (*Pedipalpi*). 1. Teil : Ausbildung der Körperform (*Zool. Jahrb., Anat.*, **69**, p. 493-566). 2. Teil : Entwicklung der Mundwerkzeuge, Beinhüften und Sterna (*Ibid.*, **70**, p. 169-197). 3. Teil : Entwicklung des Zentralnervensystems (*Ibid.*, **71**, p. 1-55).
1957. KESTNER (A.). — *Lehrbuch der speziellen Zoologie, « Arachnida »*; Jena. (en cours de publication).
1956. KARLSON (P.). — Chemische Untersuchungen über die Metamorphosehormone der Insekten (*Ann. Sc. Nat., Zool.*, **18**, p. 125-137).
- 1909-1910. KAUTZSCH (G.). — Ueber die Entwicklung von *Agelena labyrinthica* Clerck. (1. Teil : *Zool. Anz.*, **35**, p. 695-699, 1909. 2. Teil : *Zool. Jahrb., Anat.*, **30**, p. 535-602, 1910).

- 1885-1886. KENNEL (J. von). — Entwicklungsgeschichte von *Peripatus Edwards* und *P. torquatus* (Arb. Zool. Inst. Würzburg, 7-8).
1891. KISHINOUE (K.). — On the development of *Araneina* (Journ. Coll. Sc. Tokyo, 4, p. 55-88).
1893. KISHINOUE (K.). — On the development of *Limulus longispina* (Journ. Coll. Sc. Tokyo, 5, p. 53-100).
1865. KOROTNEFF (K.). — Zur Integration des Nervensystems bei Insekten (tiré à part de trois pages, sans indication du périodique).
1886. KOWALEWSKI (A.) et SCHULGIN (M.). — Zur Entwicklungsgeschichte des Skorpions (*Androctonus ornatus*) (Biol. Centr.-bl., 6, p. 525-532).
1955. KÜHN (A.). — Entwicklungsphysiologie, 506 pages, Berlin.
1957. KÜHNE (H.). — Die neurosekretorischen Zellen der Spinnen (Naturw., 44, p. 431-432).
1909. LAMBERT (A. E.). — History of the procephalic lobes of *Epeira cinerea* (Journ. Morph., 20, p. 413-457).
1905. LANKASTER (E. R.). — The structure and classification of the Arachnida (Quart. Journ. Micr. Sc., 48, p. 165-269).
1831. LATREILLE (P.-A.). — Cours d'entomologie, Paris.
1891. LAURIE (M.). — Some points in the development of *Scorpio fulvipes* (Quart. Journ. Micr. Sc., 31, p. 587-597).
- 1953, a. LEGENDRE (R.). — Recherches sur les glandes prosomatiques des Araignées du genre *Tegenaria* (Ann. Univ. Sar., 2, p. 305-333).
- 1953, b. LEGENDRE (R.). — Le système sympathique stomato-gastrique (« organe de Schneider ») des Araignées du genre *Tegenaria* (C. R. Acad. Sc., 237, p. 1283-1285).
- 1954, a. LEGENDRE (R.). — Sur la présence de cellules neurosécrétrices dans le système nerveux central des Aranéides (C. R. Acad. Sc., 238, p. 1267-1268).
- 1954, b. LEGENDRE (R.). — Données anatomiques sur le complexe neuro-endocrine rétro-cérébral des Aranéides (Ann. Sc. Nat., Zool., 16, p. 419-426).
1955. LEGENDRE (R.). — L'organe pariétal des Aranéides (Ann. Univ. Sar., 4, p. 145-150).
- 1956, a. LEGENDRE (R.). — Les éléments neurosécréteurs de la masse nerveuse et leur cycle d'activité chez les Aranéides (C. R. Acad. Sc., 242, p. 2254-2256).
- 1956, b. LEGENDRE (R.). — Sur l'origine embryologique et la répartition métamérique des cellules neurosécrétrices chez les Araignées (C. R. Acad. Sc., 242, p. 2405-2407).
- 1956, c. LEGENDRE (R.). — Distinction de plusieurs phases au cours du développement embryonnaire des Araignées (Congrès de l'A. F. A. S., Dijon, 1956).
- 1956, d. LEGENDRE (R.). — Localisation d'un organe olfactif non encore décrit chez les Aranéides (C. R. Acad. Sc., 243, p. 1237-1240).
- 1956, e. LEGENDRE (R.). — Sur la genèse du pont stomodéal chez les Araignées (Bull. Soc. Zool. Fr., 81, p. 318-323).
- 1958, a. LEGENDRE (R.). — Contribution à l'étude du développement embryonnaire des Araignées (Bull. Soc. Zool. Fr., 83, p. 60-75).
- 1958, b. LEGENDRE (R.). — Mise en évidence chez les Arachnides de phénomènes induisant l'apparition de cellules à caractères nerveux (C. R. Acad. Sc., 246, p. 2669-2672).
- 1958, c. LEGENDRE (R.). — Sur la structure du complexe endocrine rétro-cérébral de l'Araignée Mygalomorphe *Scodra* (= *Stromatopelma*) *calceata* Fabr. (Theraphosidæ) (C. R. Acad. Sc., 246, p. 3671-3674).
- 1958, d. LEGENDRE (R.). — Recherches sur l'olfaction des Araignées (Ann. Sc. Nat., Zool., 20, p. 241-155).
1926. LEUZINGER (H.), WIESMANN (R.) et LEHMANN (F. E.). — Zur Kenntnis der Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Stabsheuschrecke *Carausius morosus*, 414 pages, Jena.
1855. LEYDIG (F.). — Zum feineren Bau der Arthropoden (Arch. Anat. Physiol. p. 376-480).

1857. LEYDIG (F.). — *Lehrbuch der Anatomie der Tiere und des Menschen*, Jena.
1881. LOMAN (J.). — Bijdrage tot de Anatomie der Phalangiden (*Inaug. Dissert.*, 74 pages, Amsterdam).
1903. LOMAN (J.). — Vergleichend anatomische Untersuchungen an chilenischen und anderen Opilioniden (*Zool. Jahrb.*, suppl. 6, p. 117-200, Bd. 3).
1917. LOMAN (J. C. C.). — Beiträge zur Anatomie und Biologie der Pantopoden (*Tijdschr. Nederl. dierk. Ver.*, **16**, p. 53-102).
1924. LOMAN (J. C. C.). — Les affinités des Pycnogonides (*Ann. Sc. Nat., Zool.*, **7**, p. 309-333).
1904. MAC CLENDON (J.). — On the anatomy and embryology of the nervous system of the Scorpion (*Biol. Bull.*, **8**, p. 38-55).
1934. MANTON (S. M.). — On the embryology of the Crustacean *Nebalia bipes* (*Phil. Trans. Roy. Soc. Lond.*, **223**, p. 163-238).
1949. MANTON (S. M.). — The early embryonic stages of *Peripatopsis* and some general considerations concerning the morphology and phylogeny of the Arthropods (*Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, B, **233**, p. 483-580).
1954. MATSUMOTO (K.). — Neurosecretion in the thoracic ganglion of the crab *Eriocheir japonicus* (*Biol. Bull.*, **106**, p. 60-68).
1945. MAY (R.-M.). — *La formation du système nerveux*, 301 pages, Paris.
1902. MEISENHEIMER (J.). — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Pantopoden (*Zeits. wiss. Zool.*, **72**, p. 191-248).
1926. MILLOT (J.). — Contribution à l'histophysiologie des Aranéides (*Bull. Biol. Fr.-Belg.*, suppl. 8, p. 1-238).
1930. MILLOT (J.). — Le tissu réticulé du céphalothorax des Aranéides et ses dérivés : néphrocytes et cellules endocrines (*Arch. Anat. Micr.*, **26**, p. 43-81).
1931. MILLOT (J.). — La métamérisation postembryonnaire des jeunes Araignées (*Bull. Soc. Zool. Fr.*, **56**, p. 140-145).
- 1936, a. MILLOT (J.). — Le sens du goût chez les Araignées (*Bull. Soc. Zool. Fr.*, **61**, p. 27-38).
- 1936, b. MILLOT (J.). — Métamérisation et musculature abdominale chez les Aranéomorphes (*Bull. Soc. Zool. Fr.*, **61**, p. 181-204).
1949. MILLOT (J.). — « Aranéides » (in P.-P. GRASSÉ, *Traité de Zoologie*, **6**, Paris).
1949. MILLOT (J.). — « Palpigrades » (in P.-P. GRASSÉ, *Traité de Zoologie*, **6**, Paris).
1949. MILLOT (J.). — « Uropyges, Amblypyges, Ricinuléides » (in P.-P. GRASSÉ, *Traité de Zoologie*, **6**, Paris).
1949. MILLOT (J.) et VACHON (M.). — « Scorpions, Solifuges » (in P.-P. GRASSÉ, *Traité de Zoologie*, **6**, Paris).
1875. MILNE-EDWARDS (H.). — Recherches sur l'anatomie des Limules (*Ann. Sc. Nat., Zool.*, **17**).
1949. MONTEROSSO (B.). — Forza di gravita, blastogenesi in *Teutana triangulosa* (Walck.) (*Riv. di Biol.*, **41**, p. 237-247).
1909. MONTGOMERY (T. H.). — The development of *Theridium*, an Araneid up to the stage of reversion (*Journ. Morph.*, **20**, p. 297-352).
1891. MORGAN (T. H.). — A contribution to the Embryology and Phylogeny of the Pycnogonids (*Stud. Biol. Lab. John Hopkins Univ.*, **1**, p. 1-76).
1888. MORIN (I.). — Étude sur le développement des Araignées (en russe) (*Zap. Noworos. obsh. iest.*, **13**, p. 93-204).
1924. MÜLLER (A.). — Zur Anatomie einiger Arten des Genus *Ischyropsalis*, nebst vergleichend anatomischer Beobachtungen (*Zool. Jahrb., Anat.*, **45**, p. 405-512).
1954. Neurosecrezione (Convegno sulla) (*Publ. della Staz. Napoli*, suppl. 24).
1880. PACKARD (A. S. Jr.). — The Anatomy, Histology and Embryology of *Limulus polyphemus* (*Anniversary Mem. Boston Soc. Nat. Hist.*, 45 pages).
1903. PAPPENHEIM (P.). — Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte von *Dolomedes fimbriatus* Cl. (*Zeits. wiss. Zool.*, **74**, p. 109-154).
1890. PATTEN (W.). — On the origin of Vertebrate from Arachnids (*Quart. Journ. Micr. Sc.*, **31**, p. 317-378).

1899. PATTEN (W.) et REDEBAUGT (W.). — Studies on *Limulus* (*Journ. Morph.*, **16**, p. 26 et 91-100).
1924. PAVLOVSKY (E. N.). — Studies on the Organization and Development of Scorpions (*Quart. Journ. Micr. Sc.*, **68**, p. 645-640).
1901. PEREYASLAWZEWA (S.). — Développement embryonnaire des Phrynés (*Ann. Sc. Nat., Zool.*, **13**, p. 117-304).
1920. PEREZ (Ch.). — Contribution à l'étude des métamorphoses (*Thèse Fac. Sc. Paris et Bull. Sc. Fr.-Belg.*, **37**, p. 195-427).
1913. PETRUNKEVITCH (A.). — A monograph of terrestrial palaeozoic Arachnida of North America (*Trans. Connect. Acad. Arts Sc.*, **18**, 137 pages).
1922. PETRUNKEVITCH (A.). — The circulatory system and segmentation in Arachnida (*Journ. Morph.*, **36**, p. 157-185).
1933. PETRUNKEVITCH (A.). — An Inquiry into the Natural Classification of Spiders, Based on a Study of their Internal Anatomy (*Trans. Connect. Acad. Arts Sc.*, **31**, p. 299-389).
1939. PETRUNKEVITCH (A.) and Collaborators. — Catalogue of American Spiders (*Trans. Connect. Acad. Arts Sc.*, **33**, p. 133-338).
- 1937, a. PFLUGFELDER (O.). — Bau, Entwicklung und Funktion der *Corpora allata* und *C. cardiaca* bei *Dixippus morosus* (*Zeits. wiss. Zool.*, **149**, p. 477-512).
- 1937, b. PFLUGFELDER (O.). — Untersuchungen über die Funktion der *Corpora allata* der Insekten (*Verh. deuts. zool. Ges.*, **39**, p. 121-129).
1938. PFLUGFELDER (O.). — Weitere experimentelle Untersuchungen über die Funktion der *Corpora allata* von *Dixippus morosus* Br. (*Zeits. wiss. Zool.*, **151**, p. 149-191).
1947. PFLUGFELDER (O.). — Die Ventraldrüse und andere inkretorische Organe des Insektenkopfes (*Biol. Centr.-bl.*, **66**).
1948. PFLUGFELDER (O.). — Entwicklung von *Paraperipatus amboinensis* n. sp. (*Zool. Jahrb., Anat.*, **69**, p. 443-492).
1949. PFLUGFELDER (O.). — Die Funktion der Perikardialdrüse der Insekten (*Verh. deuts. zool. Ges., Mainz*).
1952. PFLUGFELDER (O.). — Entwicklungsphysiologie der Insekten, 332 pages, Leipzig.
1895. PFLÜCKE (M.). — Zur Kenntnis des feineren Baues der Nervenzellen bei Wirbellosen (*Zeits. wiss. Zool.*, **60**, p. 131-173).
1877. PLATEAU (F.). — Recherches sur la structure de l'appareil digestif et sur les phénomènes de la digestion chez les Aranéides dipneumones (*Bull. Acad. Belg.*, **104**, p. 129-182, 323-355, et 477-531).
1899. POKROWSKY (S. W.). — Noch ein Paar Kopfhöcker bei den Spinnenembryonen (*Zool. Anz.*, **22**, p. 272-273).
1901. POLICE (G.). — Ricerce sul sistema nervoso dell' *Euscorpius italicus* (*Atti Accad. sc. fis. mat. Napoli* (2), **10**).
- 1903, a. POLICE (G.). — Il nervo del cuore nello Scorpione (*Bull. Soc. nat. Napoli*, **16**, p. 146-147).
- 1903, b. POLICE (G.). — Sul sistema nervoso stomatogastrico dello Scorpione (*Arch. zool. ital.*, **1**, p. 179-200).
1929. *POLICE (G.). — La fossette neuroblastiche nell' abbozzo del sistema nervoso dello *Sparassus* sp. Contributo allo studio dell' istogenesi degli elementi nervosi degli Aracnidi (*Boll. Soc. nat. Napoli*, **40**, p. 3-20).
1930. *POLICE (G.). — Il sistema nervoso sottointestinale e la segmentazione del corpo negli Aracnidi (*Boll. Soc. nat. Napoli*, **41**, p. 185-244).
1933. *POLICE (G.). — Sullo sviluppo pari del rostro nell' embrione degli Araneidi (*Boll. Soc. nat. Napoli*, **44**, p. 3-49).
1892. PURCELL (F.). — Ueber den Bau und die Entwicklung der Phalangidenaugen (*Zool. Anz.*, **15**, et *Inaug. Dissertation*, 61 pages, Berlin).
1952. RASMONT (R.). — Myologie abdominale d'une Théraphoside et d'une Dipluride (Araignées mygalomorphes) (*Ann. Soc. zool. Belge*, **83**, p. 225-242).

(*) Il nous a été malheureusement impossible de consulter ces trois notes importantes.

1949. REMANE (A.). — Die Entstehung der Metamerie der Wirbellosen (*Verh. deuts. zool. Ges., Mainz*).
1953. RÖDER (K. D.) et Coll. — *Insect Physiology*, 1 100 pages, New York.
1893. ROHDE (E.). — Ganglienzellen und Neuroglia (*Arch. micr. Anat.*, **42**, p. 423-442).
1948. ROMEIS (B.). — *Mikroskopische Technik*, 695 pages, München.
1882. RÖSSLER (R.). — Beiträge zur Anatomie der Phalangiden (*Zeits. wiss. Zool.*, **36**, p. 671-700).
1887. SAINT-RÉMY (C.). — Contribution à l'étude du cerveau chez les Arthropodes trachéates (*Arch. Zool. Expér.*, suppl. 5 bis, p. 1-274).
1871. SALENSKY (W.). — Istoria razvitia Araneina (*en russe*) (*Zap. Kiew obsh. iest.*, **2**, p. 1-72).
1954. SANCHEZ (S.). — Les glandes neurosécrétrices des Pycnogonides (*C. R. Acad. Sc.*, **239**, p. 1078-1080).
1923. SANCHEZ Y SANCHEZ (J.). — L'hystolyse dans les centres nerveux des Insectes (*Trav. Lab. Rech. Biol. Madrid*, **21**, p. 385-422).
1925. SANCHEZ Y SANCHEZ (J.). — L'histogénèse dans les centres nerveux pendant la métamorphose (*Trav. Lab. Rech. Biol. Madrid*, **23**, p. 29-52).
1928. SAVORY (T. H.). — *The Biology of Spiders*, 376 pages, London.
1939. SCHARRER (B.). — The differentiation between neuroglia and connective tissue sheath in the cockroach (*Periplaneta americana*) (*Journ. Comp. Neurol.*, **70**, p. 77-88).
1954. SCHARRER (B. et E.). — Neurosekretion (*in* VON MÖLLENDORFF, *Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen*, **6**, Berlin).
- 1884, a. SCHIMKEWITSCH (W.). — Étude sur l'anatomie de l'Épeire (*Ann. Sc. Nat., Zool.*, **17**, p. 1-94).
- 1884, b. SCHIMKEWITSCH (W.). — Zur Entwicklungsgeschichte der Araneen (*Zool. Anz.*, **7**, p. 451-453).
1887. SCHIMKEWITSCH (W.). — Étude sur le développement des Araignées (*Arch. Biol.*, **6**, p. 515-584).
1893. SCHIMKEWITSCH (W.). — Sur la structure et la signification de l'endosternite des Arachnides (*Zool. Anz.*, **16**, p. 300-308).
1906. SCHIMKEWITSCH (W.). — Ueber die Entwicklung von *Telyphonus caudatus* (L.) verglichen mit derjenigen einiger anderer Arachniden (*Zeits. wiss. Zool.*, **81**, p. 1-95).
1911. SCHIMKEWITSCH (L. et W.). — Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Tetrapneumone (*Bull. Acad. Sc. Russ.*, **5**, p. 637-790).
1938. SCHLOTTKE (E.). — Die Häutung der Spinnenlungen und die dabei zu beobachtete Grössenänderung der Zellkerne (*Zeits. Morph. Ökol. Tiere*, **32**, p. 207-220).
1892. SCHNEIDER (A.). — Système stomato-gastrique des Aranéides (*Tabl. Zool.*, **2**, p. 87-94).
1935. SCHULTZE (P.). — Zur vergleichenden Anatomie der Zecken (*Zeits. Morph. Ökol. Tiere*, **30**, p. 1-40).
1936. SCHULTZE (P.). — *Trilobita, Xiphosura, Acarina*; eine morphologische Untersuchung über Plangleichheit zwischen Trilobiten und Spinnentieren (*Zeits. Morph. Ökol. Tiere*, **32**).
1848. SIEBOLD (C. Th. von). — *Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere*, 680 pages, Berlin.
- 1874-1937. SIMON (E.). — *Les Arachnides de France*, Paris.
- 1892-1904. SIMON (E.). — *Histoire naturelle des Araignées*, Paris.
1935. SNODGRASS (R. E.). — *Principles of Insect Morphology*, 667 pages, New York.
1948. SNODGRASS (R. E.). — The feeding organs of Arachnida including mites and ticks (*Smiths. Misc. Collect.*, **110**, p. 1-93).
1952. SNODGRASS (R. E.). — *A textbook of Arthropod Anatomy*, 363 pages, New York.
1924. SOROKINA-AGAFANOVA (G.). — Das Verhalten des peripheren Nervensystems der Insekten in der Metamorphose (*Zeits. ges. Anat.*, 1. *Zeits. Anat. und Entwicklungs-gesch.*, **74**, p. 147-216).

1935. СТЕОРОЕ (J.) et DORNESCO (F.). — Études sur le système nerveux des Insectes pendant la métamorphose : la gaine ganglionnaire (*Arch. Zool. Expér. et Gén., N. et R.*, **78**, p. 99-112).
1941. STÖRMER (L.). — Studies on Trilobite morphology. 2. The larval development, the segmentation and the sutures, and their bearing on Trilobite classification (*Norsk. geol. Tidsskr.*, **21**, p. 41-164).
1944. STÖRMER (L.). — On the relationships and phylogeny of fossil and recent Arachnomorpha. A comparative study on *Arachnida*, *Xiphosura*, *Eurypterida*, *Trilobita* and other fossil Arthropods (*Skr. Norske Vid. Akad. Oslo*, **5**, p. 1-158).
1951. THOMAS (O. L.). — A comparative study of the cytology of the nerve cells with reference to the problem of neurosecretion (*Journ. Comp. Neurol.*, **15**, p. 73-99).
1940. TIEGS (O. W.). — The embryology and affinities of the Symphyla, based on a study of *Hanseniella agilis* (*Quart. Journ. Micr. Sc.*, **82**, p. 1-225).
1945. TIEGS (O. W.). — The post-embryonic development of *Hanseniella agilis* (*Symphyla*) (*Quart. Journ. Micr. Sc.*, **85**, p. 191-328).
1947. TIEGS (O. W.). — The development and affinities of Pauropoda, based on a study of *Pauropus silvaticus* (*Quart. Journ. Micr. Sc.*, **88**, p. 165-336).
1938. VACHON (M.). — Recherches anatomiques et biologiques sur la reproduction et le développement des Pseudoscorpions (*Ann. Sc. Nat., Zool.*, **1**, p. 1-207).
1944. VACHON (M.). — Remarques sur le Scorpion aveugle du Roussillon : *Belisarius Xambeui* E. S. (*Bull. Mus. Hist. Nat.*, **16**, p. 298-305).
1949. VACHON (M.). — « Pseudoscorpions » (in P.-P. GRASSÉ, *Traité de Zoologie*, **6**, Paris).
1953. VACHON (M.). — Commentaires à propos de la distinction des stades et des phases du développement post-embryonnaire des Araignées (*Bull. Mus. Hist. Nat.*, **25**, p. 294-297).
1954. VACHON (M.). — *Notice sommaire sur les travaux scientifiques*, 68 pages, Paris.
1957. VACHON (M.). — Contribution à l'étude du développement post-embryonnaire des Aranéides (*Bull. Soc. Zool. Fr.*, **82**, p. 337-354).
1949. VANDEL (A.). — Généralités sur les Arthropodes (in P.-P. GRASSÉ, *Traité de Zoologie*, **6**, Paris).
1893. VIALLANES (H.). — Études histologiques et organologiques sur les centres nerveux et les organes des sens des animaux articulés (*Ann. Sc. Nat., Zool.*, **14**, p. 405-456).
1893. VOGT (R.) et YUNG (E.). — *Traité d'anatomie comparée*, 986 pages, Paris.
1942. VOLLMEER (E.). — Zur Entwicklung der Cladoceren aus dem Dauerei (*Zeits. wiss. Zool.*, **102**, p. 646-700).
1892. WAGNER (J.). — Zur Entwicklungsgeschichte der Milben. Furchung des Eies, Entstehung der Keimblätter und Entwicklung der Extremitäten bei *Ixodes* (*Zool. Anz.*, **15**, p. 316-320).
- 1894, a. WAGNER (J.). — Einige Betrachtungen über die Bildung der Keimblätter, der Dotterzellen und der Embryonalhüllen bei Arthropoden (*Biol. Centr.-bl.*, **14**, p. 361-375).
- 1894, b. WAGNER (J.). — Die Embryonalentwicklung von *Ixodes calcaratus* Bir. (en russe, résumé en allemand) (*Arb. Zootom. Lab. kais. Univ. St. Petersburg*, **5**, p. 1-246).
1888. WAGNER (W. A.). — La mue des Araignées (*Ann. Sc. Nat., Zool.*, **6**, p. 281-393).
1908. WALLSTABE (P.). — Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte der Araneinen. Die Entwicklung der äusseren Form und Segmentierung (*Zool. Jahrb. Anat.*, **26**, p. 683-712).
1923. WARREN (E.). — Note on a Lizard-eating South-African Spider (*Ann. Natal Mus.*, **5**, p. 95-100).
1846. WASMANN (A.). — Beiträge zur Anatomie der Spinnen (*Abh. naturw. Ver. Hamb.*, **1**).
1933. WEBER (H.). — *Lehrbuch der Entomologie*, 726 pages, Jena.
1952. WEBER (H.). — Morphologie, Histologie und Entwicklungsgeschichte der Articulaten (*Fortschr. Zool., N. F.*, **9**, p. 18-231).
1954. WEBER (H.). — *Grundriss der Insektenkunde*, 428 pages, Stuttgart.

1891. WHEELER (W. M.). — Neuroblasts in the Arthropod embryo (*Journ. Morph.*, **4**, p. 337-343).
1893. WHEELER (W. M.). — A contribution to Insect Embryology (*Journ. Morph.*, **8**, p. 1-160).
1908. WIDMANN (E.). — Ueber den feineren Bau der Augen einiger Spinnen (*Zeits. wiss. Zool.*, **90**, p. 258-312).
1950. WIGGLESWORTH (V. B.). — *The principles of Insect Physiology*, 544 pages, London.
1952. WIGGLESWORTH (V. B.). — Sources of the moulting hormones in *Rhodnius* (*Nature Lond.*, **168**, p. 558).
1953. WIGGLESWORTH (V. B.). — Hormones and metamorphosis, with special reference to hemimetabolic Insects (*Trans. 9th Int. Congress Entom. Amsterdam*, **2**, p. 51-56).
1956. WIGGLESWORTH (V. B.). — The functions of the amœbocytes during moulting in *Rhodnius* (*Ann. Sc. Nat., Zool.*, **18**, p. 139-144).
1918. WIREN (E.). — Zur Morphologie und Phylogenie der Pantopoden (*Zool. Bidr. Uppasala*, **6**, p. 41-181).
1952. YOSHIKURA (M.). — Preliminary notes on the development of the liphistid Spider *Heptathela kimurai* Kishida (*Journ. Sc. Hiroshima Univ., B*, **13**, p. 71-74).
1955. YOSHIKURA (M.). — Embryological studies on the liphistid Spider *Heptathela kimurai* Kish. (*Kamamoto Journ. Sc., B*, **2**, p. 1-86).

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE I

- Fig. 1. — Coupe transversale intéressant le ganglion de la troisième paire de pattes marcheuses et montrant le nerf latéral ; à gauche, neuropile ; en haut à droite, muscles. (*Tegenaria derhami*; Helly, Masson-Foot ; $\times 420$.)
- Fig. 2. — Coupe transversale du jabot aspirateur au niveau des seconds organes de Schneider, ceux-ci sont visibles sous le repli en T du jabot (cellules de colorations plus sombres) ; au-dessus du jabot, on peut remarquer le ganglion suprapharyngien. (Comme fig. 1.)
- Fig. 3. — Coupe transversale du jabot aspirateur montrant le nerf récurrent (au sommet du jabot) et les deux nerfs pharyngiens. (Comme fig. 1.)
- Fig. 4. — Coupe horizontale passant à l'arrière du cerveau et montrant l'aorte et, accolé à elle, le nerf principal des premiers organes de Schneider ; en haut à gauche, le cerveau montrant les racines de ce nerf. (*Tegenaria atrica*; Bouin, Hématoxyl. chromique-phloxine ; $\times 300$.)
- Fig. 5. — Coupe transversale passant au niveau du ganglion de la seconde paire de pattes et montrant à droite le ganglion, en bas le nerf segmentaire (coupé longitudinalement) et entre les deux le ganglion axillaire. (*Tegenaria derhami*; Helly, Masson-Foot ; $\times 300$.)
- Fig. 6. — Coupe transversale passant par l'« organe rostral » dans le rostre (plage noire au centre de la photo) ; l'organe est entouré de cellules sanguines et de néphrocytes ; en haut, muscle dilatateur du rostre. (*Tegenaria atrica*; Helly, Masson-Foot ; $\times 420$.)
- Fig. 7. — Coupe transversale intéressant le premier organe de Schneider ; les cellules sont vacuolées ; au-dessus à gauche, l'endosternite. (*Tegenaria derhami*; Helly, Masson-Foot ; $\times 420$.)
- Fig. 8. — Flaques de produits de neurosécrétion au niveau du ganglion chélicérien d'une femelle de *Dolomedes fimbriatus* porteuse d'un cocon. (Coupe transversale ; Helly, Masson-Foot ; $\times 300$.)

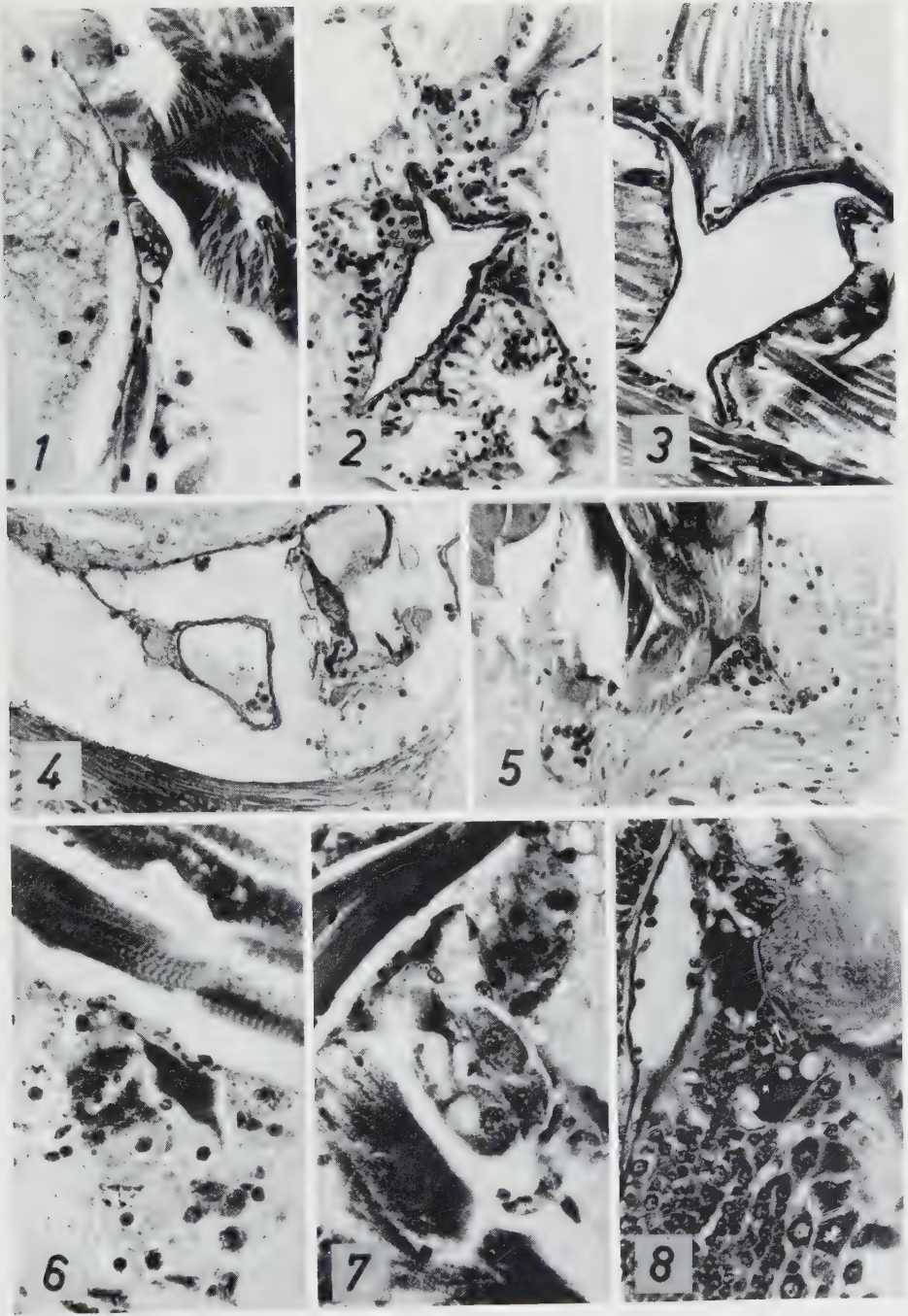


PLANCHE II

Fig. 1. — Coupe horizontale du cerveau montrant l'îlot optique droit de quatre cellules neurosécrétrices du type A ; remarquer la vacuolisation du cytoplasme. (*Tegenaria atrica* adulte ; Bouin, Hémat. chromique-phloxine ; $\times 300$.)

Fig. 2. — Coupe transversale passant par l'organe antérieur d'une Salticide (*Sitticus* sp.) ; on remarquera *en bas, au centre*, les curieuses cellules mi-endocrines, mi-nerveuses se rendant au sacculé de la glande coxale. (Helly, Masson-Foot ; $\times 300$.)

Fig. 3. — Coupe horizontale intéressant la partie postérieure du cerveau ; *en bas*, cerveau ; *en haut à droite*, diverticule digestif prosomatique ; *entre les deux*, départ du nerf accessoire du premier organe de Schneider. (*Tegenaria atrica* ; Bouin, hématox. chromique-phloxine ; $\times 300$.)

Fig. 4. — Comme figure 2 ; on voit les cellules du sacculé de la glande coxale dont le cytoplasme est riche en inclusions. ($\times 600$.)

Fig. 5. — Coupe transversale de la partie antérieure du système nerveux de *Pisaura mirabilis*. La moitié droite permet de reconnaître de *haut en bas* : les deux centres optiques, le ganglion cérébroïde, le ganglion chélicérien et le pont stomodéal, le ganglion des pédipalpes et le ganglion des P 1. (Bouin-Allen PFA3 ; Masson-Foot ; $\times 60$.)

Fig. 6. — Aspect classique du pont stomodéal sur une coupe transversale ; on remarquera que cet organe est limité par un neurilemme propre. (*Pisaura mirabilis* ; Bouin-Allen PFA3 ; Masson-Foot ; $\times 300$.)

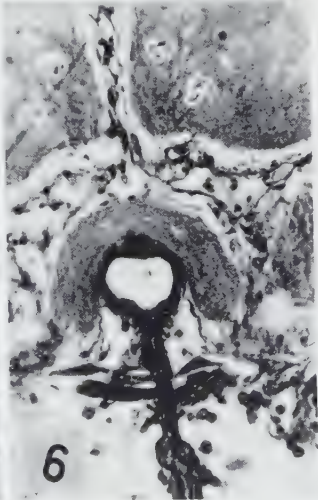
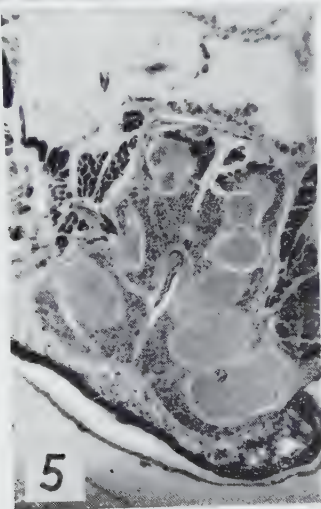
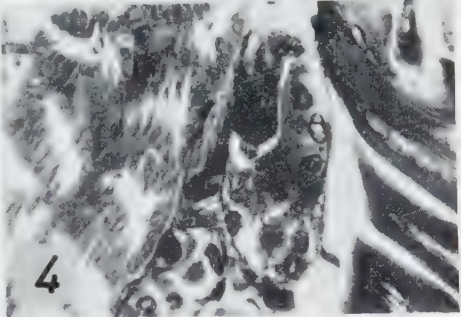
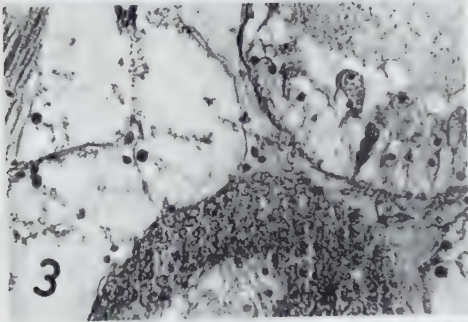
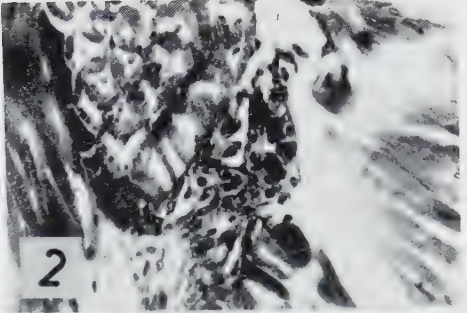
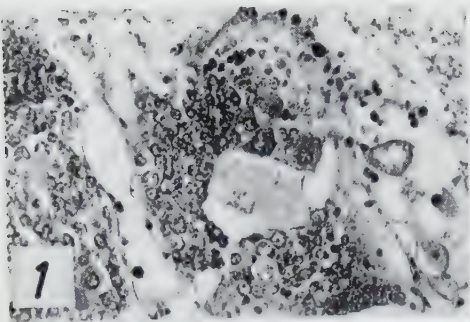


PLANCHE III

Fig. 1. — Coupe horizontale passant au niveau des ganglions rostraux ; ceux-ci sont encadrés par le neuropile chélicérien ; *en avant d'eux*, le pharynx. (*Tegenaria derhami* ; Bouin, Hématox. carmoïque-phloxine ; $\times 105$.)

Fig. 2. — Détail de la figure 1 ; on reconnaît très bien la commissure sus-œsophagienne des ganglions rostraux ; remarquer leur nette séparation des autres territoires nerveux et, *vers l'arrière*, le départ du nerf récurrent. ($\times 500$.)

Fig. 3. — Coupe transversale au niveau du trajet intracérébral du pharynx ; on remarque *en haut* la puissante commissure cérébroïde ; de part et d'autre du pharynx on voit, en coupe, les nerfs pharyngiens. (*Dolomedes fimbriatus* ; Helly, Masson-Foot ; $\times 300$.)

Fig. 4. — Coupe transversale passant au niveau du pont stomodéal ; on remarque la première connexion du ganglion rostral avec la base du neuropile chélicérien, quelques fibres pénètrent dans le ganglion des pédipalpes. (*Pisaura mirabilis* ; Bouin-Allen PFA3, Masson-Foot ; $\times 150$.)

Fig. 5. — Coupe transversale au niveau du pont stomodéal, mais passant plus en arrière que la précédente ; on assiste à un échange de fibres entre le ganglion rostral et le ganglion chélicérien. (Comme fig. 4 ; $\times 300$.)

Fig. 6. — Coupe horizontale montrant le trajet du nerf récurrent au-dessus du pharynx. (Comme fig. 1 ; $\times 500$.)

Fig. 7. — Coupe horizontale intéressant les ganglions rostraux ; une assise de neurilemme les sépare des autres masses nerveuses ; sur le bord latéral gauche (*vers l'arrière*), amorce du départ du nerf pharyngien (visible aussi à droite) ; *vers le centre*, départ du nerf récurrent. (*Tegenaria atrica* ; Duboscq-Brasil, Prenant ; $\times 300$.)

Fig. 8. — Coupe horizontale intéressant la partie postérieure du cerveau ; on reconnaît l'aorte, le pharynx et les deux nerfs pharyngiens. (Comme fig. 1 ; $\times 500$.)

Fig. 9. — Coupe horizontale intéressant la région antérieure du cerveau ; le nerf rostral est visible *au centre*, entouré de néphrocytes ; *vers le haut*, coupe du pharynx. (Comme fig. 7 ; $\times 300$.)

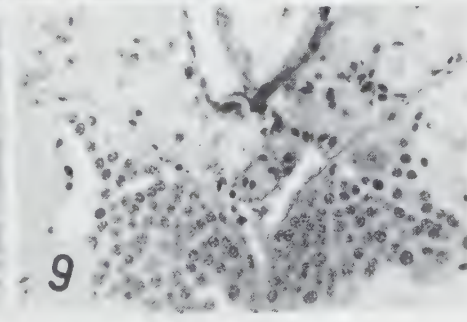
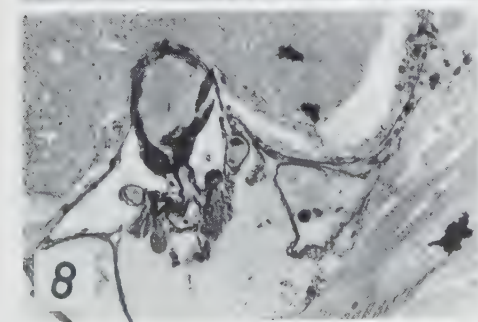
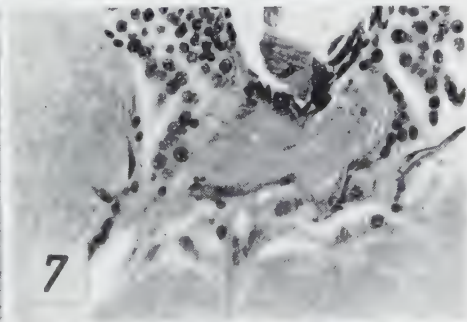
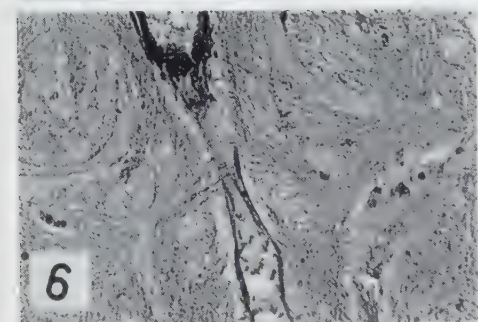
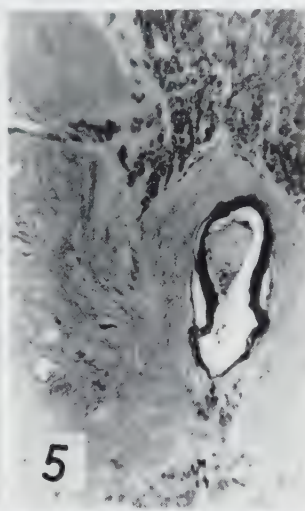
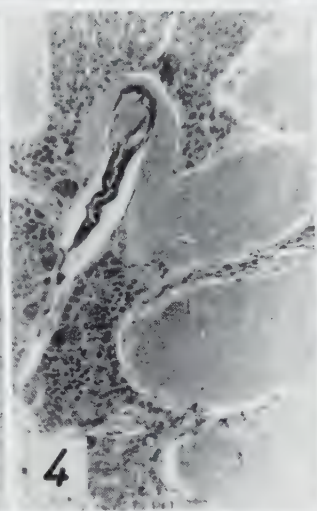
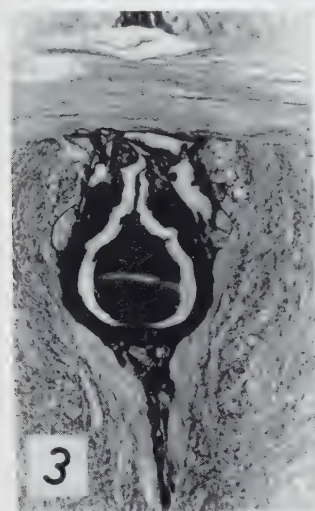
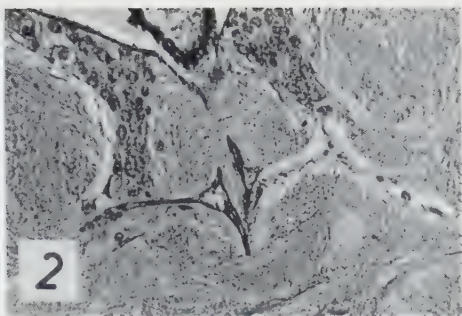
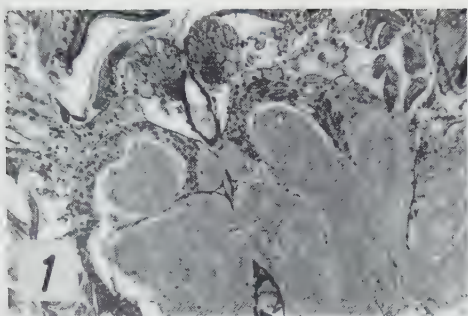


PLANCHE IV

Fig. 1. — Coupe transversale du ganglion rostral d'un embryon de *Dolomedes fimbriatus* proche de l'éclosion ; on reconnaît le pharynx et, dans le ganglion, deux points noirs symétriques : ce sont les racines des nerfs pairs du rostre et des nerfs pharyngiens. (Trioxyhématéine-vert Lumière ; $\times 600$.)

Fig. 2. — Coupe sagittale de l'avant du cerveau, montrant le ganglion rostral au-dessus du pharynx ; au-dessus, un point d'entrée (= *Einstrahlungspunkt*) des fibres issues des petits neurocytes cérébroïdes. (*Imaurobius fenestralis* ; Bouin-Allen PFA3. Masson-Foot ; $\times 300$.)

Fig. 3. — Coupe transversale passant par une vésicule latérale ; remarquer en dessous de la formation la présence d'un sac cœlomique très net ; en sombre : les boules de vitellus. (Embryon de *Dolomedes fimbriatus* ; phase des ébauches [huitième jour] Duboscq-Brasil ; trioxyhématéine-vert Lumière ; $\times 300$.)

Fig. 4. — Coupe horizontale passant au niveau de l'ébauche de l'archicérébrum, les cellules ne tarderont point à s'arranger en travées ; un sac cœlomique est visible sur la gauche. (Embryon de *Dolomedes fimbriatus* ; sixième jour ; comme fig. 3.)

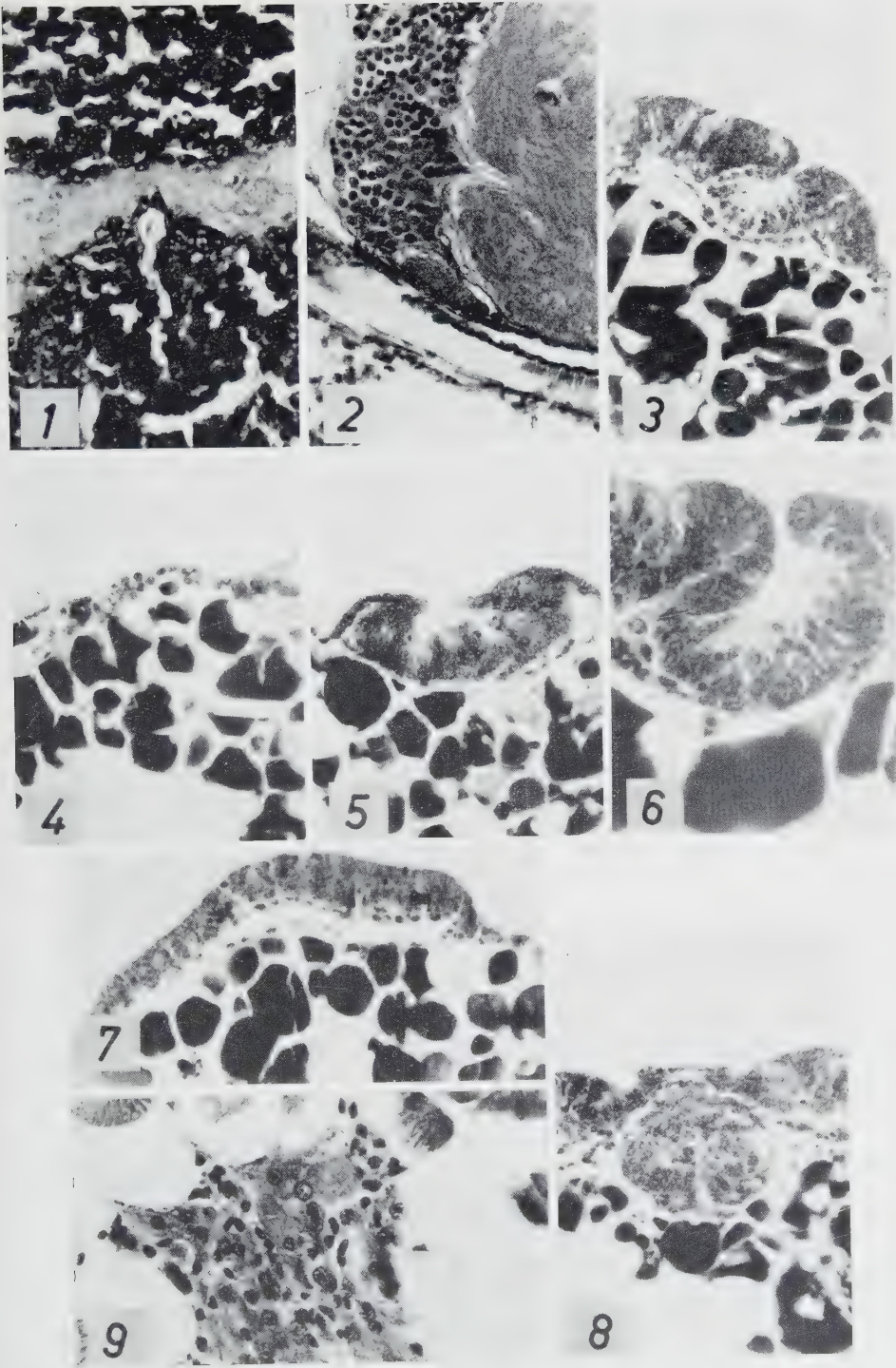
Fig. 5. — Coupe transversale à travers une fossette semi-lunaire ; on remarquera la présence de mitoses dans les travées cellulaires ; sur la droite, portion d'un sac cœlomique. (Comme fig. 3.)

Fig. 6. — Détail d'une vésicule latérale ; on remarquera le début de bourgeonnement du neuropile. (Comme fig. 3 ; $\times 600$.)

Fig. 7. — Coupe transversale de la partie antérieure d'un embryon commençant sa segmentation ; on observe un vaste cœlome préchéllicérien sous la couche hypodermique. (*Dolomedes fimbriatus* ; début de la phase des ébauches ; Duboscq-Brasil ; Trioxyhématéine-vert Lumière.)

Fig. 8. — Coupe horizontale passant à la base du tube stomodéal ; en avant, on remarque la section du tube stomodéal, la masse ronde correspond à une ébauche nerveuse (ganglion du rostre ?) ; sur la gauche, un sac cœlomique. (Comme fig. 1.)

Fig. 9. — Détail de l'organe antérieur au niveau du nerf des pédipalpes. (*Tegenaria atrica* adulte ; Helly-Masson-Foot ; $\times 600$.)



MASSON ET C^{ie}. ÉDITEURS,
Libraires de l'Académie de Médecine,
120, boul. Saint-Germain, Paris (IV^e).
Dépôt légal : N^o 3170, 1^{er} trim. 1960.
MARCA REGISTRADA

Imprimé en France.

756-1-60. — Imprimerie CRÉTE
Paris, Corbeil-Essonnes.

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté

RECHERCHES SUR L'OLFACTION DES ARANÉIDES

Vu et approuvé :

Paris, le 7 Juin 1957.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

J. PÉRÈS

Vu

et Permis d'imprimer :

Le Recteur de l'Académie
de Paris,

Jean SARRAILH

